



# Approche biogéographique et fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés benthiques des cours d'eau tropicaux insulaires des Caraïbes

Chevelie Cineas

## ► To cite this version:

Chevelie Cineas. Approche biogéographique et fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés benthiques des cours d'eau tropicaux insulaires des Caraïbes. Ecologie, Environnement. Université Claude Bernard - Lyon I; Université d'Etat d'Haïti, 2022. Français. NNT : 2022LYO10022 . tel-04047006

**HAL Id: tel-04047006**

**<https://theses.hal.science/tel-04047006>**

Submitted on 27 Mar 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



# **THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1**

**Ecole Doctorale N° 341  
Evolution, Ecosystème, Microbiologie, Modélisation (E2M2)**

**Discipline** : Ecologie des cours d'eau tropicaux

Soutenue publiquement le 21/09/2022, par :  
**Chevelie Cinéas**

---

## **Approche biogéographique et fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés benthiques des cours d'eau tropicaux insulaires des Caraïbes**

---

Sous la direction de :  
Dolédec Sylvain, Professeur, CNRS, Lyon1, Directeur de thèse  
Prédélus Dieuseul, Enseignant-chercheur, Co-directeur de thèse

Devant le jury composé de :

Marmomier, Pierre, Professeur Emérite, UCBL1  
Beisel, Jean Nicolas, Professeur, Ecole Nationale du Génie de l'eau  
et de l'Environnement, Strasbourg  
Franquet, Evelyne, Professeure, Université Aix-Marseille  
Archaimbault, Virginie, Chargée de recherche, INRAE, Paris Saclay  
Dolédec, Sylvain, P Professeur, UCBL1, Lyon  
Prédélus, Dieuseul enseignant-chercheur, UEH, Haïti  
Céréghino, Régis, professeur, Université de Toulouse

Président  
Rapporteur  
  
Rapporteuse  
Examinatrice  
Directeur de thèse  
co-Directeur de thèse  
Membre invité

## **Université Claude Bernard – LYON 1**

|                                                                 |                     |
|-----------------------------------------------------------------|---------------------|
| Président de l'Université                                       | M. Frédéric FLEURY  |
| Président du Conseil Académique                                 | M. Hamda BEN HADID  |
| Vice-Président du Conseil d'Administration                      | M. Didier REVEL     |
| Vice-Président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire | Mme Céline BROCHIER |
| Vice-Président de la Commission de Recherche                    | M. Petru MIRONESCU  |
| Directeur Général des Services                                  | M. Pierre ROLLAND   |

### **COMPOSANTES SANTE**

|                                                                     |                                        |
|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|
| Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine | Directrice : Mme Anne-Marie SCHOTT     |
| Faculté d'Odontologie                                               | Doyenne : Mme Dominique SEUX           |
| Faculté de Médecine et Maïeutique Lyon Sud - Charles Mérieux        | Doyenne : Mme Carole BURILLON          |
| Faculté de Médecine Lyon-Est                                        | Doyen : M. Gilles RODE                 |
| Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation (ISTR)       | Directeur : M. Xavier PERROT           |
| Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques (ISBP)         | Directrice : Mme Christine VINCIGUERRA |

### **COMPOSANTES & DEPARTEMENTS DE SCIENCES & TECHNOLOGIE**

|                                                                             |                                                   |
|-----------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
| Département Génie Electrique et des Procédés (GEP)                          | Directrice : Mme Rosaria FERRIGNO                 |
| Département Informatique                                                    | Directeur : M. Behzad SHARIAT                     |
| Département Mécanique                                                       | Directeur M. Marc BUFFAT                          |
| Ecole Supérieure de Chimie, Physique, Electronique (CPE Lyon)               | Directeur : Gérard PIGNAULT                       |
| Institut de Science Financière et d'Assurances (ISFA)                       | Directeur : M. Nicolas LEBOSNE                    |
| Institut National du Professorat et de l'Education                          | Directeur : M. Pierre CHAREYRON                   |
| Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1                             | Directeur : M. Christophe VITON                   |
| Observatoire de Lyon                                                        | Directrice : Mme Isabelle DANIEL                  |
| Polytechnique Lyon                                                          | Directeur : Emmanuel PERRIN                       |
| UFR Biosciences                                                             | Administratrice provisoire : Mme Kathrin GIESELER |
| UFR des Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives (STAPS) | Directeur : M. Yannick VANPOULLE                  |
| UFR Faculté des Sciences                                                    | Directeur : M. Bruno ANDRIOLETTI                  |

# Table des matières

|                                                                                                                                                                       |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <i>Remerciements</i>                                                                                                                                                  | 5  |
| <i>Avant-propos</i>                                                                                                                                                   | 11 |
| <i>Résumé</i>                                                                                                                                                         | 13 |
| <i>Abstract</i>                                                                                                                                                       | 17 |
| <i>Introduction générale</i>                                                                                                                                          | 21 |
| <i>Histoire biogéographique des Caraïbes</i>                                                                                                                          | 25 |
| <i>Organisation des communautés des cours d'eau insulaires tropicaux</i>                                                                                              | 27 |
| <i>Approche basée sur les traits biologiques non trophiques</i>                                                                                                       | 30 |
| <i>Objectifs et structure de la thèse</i>                                                                                                                             | 31 |
| <i>Chapitre 1</i>                                                                                                                                                     | 33 |
| <i>Matériels et Méthodes</i>                                                                                                                                          | 33 |
| 1. Description de la zone d'étude                                                                                                                                     | 35 |
| 1.1. Aspect géographique                                                                                                                                              | 35 |
| 1.2. Histoire géologique                                                                                                                                              | 37 |
| 1.3. Climat                                                                                                                                                           | 38 |
| 2. Choix des sites d'étude                                                                                                                                            | 40 |
| 2.1. Approche biogéographique                                                                                                                                         | 40 |
| 2.2. Approche taxonomique et fonctionnelle                                                                                                                            | 41 |
| 3. Choix des variables environnementales                                                                                                                              | 43 |
| 3.1. Climat                                                                                                                                                           | 43 |
| 3.2. Variables physiques et chimiques                                                                                                                                 | 44 |
| 4. Macroinvertébrés benthiques                                                                                                                                        | 46 |
| 4.1. Prélèvements, tri et identification                                                                                                                              | 46 |
| 4.2. Barcoding                                                                                                                                                        | 46 |
| 4.3. Régime alimentaire                                                                                                                                               | 48 |
| 5. Analyse des données                                                                                                                                                | 53 |
| <i>Chapitre 3.</i>                                                                                                                                                    | 63 |
| <i>Analyse comparative de la biodiversité en macroinvertébrés benthiques de la Réserve Biosphère de la Hotte, d'Haïti et de l'île d'Hispaniola</i>                    | 63 |
| 2. Description de la base de données                                                                                                                                  | 67 |
| 2.1. Données globales                                                                                                                                                 | 67 |
| 2.2. Représentativité taxonomique de la RBH                                                                                                                           | 69 |
| 2.3. Connaissances taxonomiques actuelles en Haïti                                                                                                                    | 69 |
| 3. Signification écologique                                                                                                                                           | 70 |
| <i>Chapitre 4.</i>                                                                                                                                                    | 72 |
| <i>Relative influence of climate, physical and chemical variables on the taxonomic and functional composition of macroinvertebrate communities of Haitian rivers.</i> | 72 |
| Abstract                                                                                                                                                              | 74 |



|                                                                                      |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <i>Résumé</i>                                                                        | 74  |
| <i>1. Material and Methods</i>                                                       | 78  |
| <i>1.1. Study area</i>                                                               | 78  |
| <i>1.2. Data Collection</i>                                                          | 78  |
| <i>1.3. Trait composition and ecosystem functions</i>                                | 80  |
| <i>1.4. Data analyses</i>                                                            | 80  |
| <i>2. Results</i>                                                                    | 82  |
| <i>2.1. Exposition to rainfall</i>                                                   | 82  |
| <i>2.2. Physical and chemical variables</i>                                          | 83  |
| <i>2.3. Response of macroinvertebrate assemblages</i>                                | 84  |
| <i>3. Discussion</i>                                                                 | 89  |
| <i>3.1. Variables driving the invertebrate responses</i>                             | 89  |
| <i>3.2. Ecological preferences of haitian families</i>                               | 90  |
| <i>3.3. Trait composition and ecosystem function</i>                                 | 91  |
| <i>3.4. Outlook</i>                                                                  | 92  |
| <i>Chapitre 5.</i>                                                                   | 94  |
| <i>Etude préliminaire du régime trophique des insectes des cours d'eau de la RBH</i> | 94  |
| <i>1. Analyse des contenus intestinaux</i>                                           | 98  |
| <i>2. Analyse de la morphologie des pièces buccales</i>                              | 100 |
| <i>3. Détermination du régime alimentaire des familles étudiées</i>                  | 102 |
| <i>Discussion générale et perspectives</i>                                           | 107 |
| <i>Annexe 1.</i>                                                                     | 125 |
| <i>Annexe 2.</i>                                                                     | 144 |
| <i>Annexe 2.1.</i>                                                                   | 144 |
| <i>Annexe 2.2.</i>                                                                   | 145 |
| <i>Annexe 2.3.</i>                                                                   | 145 |
| <i>Annexe 2.4.</i>                                                                   | 146 |
| <i>Annexe 2.5.</i>                                                                   | 146 |
| <i>Annexe 2.6</i>                                                                    | 147 |
| <i>Annexe 2.7.</i>                                                                   | 147 |
| <i>Annexe 2.8.</i>                                                                   | 148 |
| <i>Annexe 3.</i>                                                                     | 149 |
| <i>Annexe 3bis.</i>                                                                  | 158 |
| <i>Annexe 4.</i>                                                                     | 182 |
| <i>Annexe 5.</i>                                                                     | 185 |
| <i>Annexe 5bis.</i>                                                                  | 186 |
| <i>Annexe 5ter.</i>                                                                  | 187 |
| <i>Annexe 6.</i>                                                                     | 188 |

# *Remerciements*

Tout d'abord, je tiens à remercier Monsieur Philippe Normand, l'ancien Directeur de l'école doctorale E2M2, pour m'avoir soutenu dans ma démarche et m'avoir donné le contact de l'infatigable Professeur Sylvain Dolédec. Les mots ne suffisent pas pour exprimer ma gratitude envers mon Directeur de thèse. Mille mercis d'avoir accepté de diriger ma thèse en dépit des difficultés que vous n'avez pas toutes prévues au début. Vous auriez pu laisser tomber après les scènes de violence que vous avez vécues sur le terrain en Haïti. Merci pour votre investissement au quotidien dans ce travail. Merci pour votre patience, le temps précieux que vous m'avez consacré. Parfois, vous vous êtes réveillé à 5 heures du matin pour pouvoir échanger avec moi étant en Haïti. Nous avons essayé tous les canaux de communication, appels *Whatsapp*<sup>TM</sup>, *Zoom*<sup>TM</sup> et autres et cela n'a pas été toujours facile de communiquer. Vous m'avez aidé à maintenir le moral pendant les deux épisodes de confinement en France. J'ai eu la chance d'avoir un directeur de thèse attentif sinon, la thèse était vouée à l'échec. Merci pour vos avis et vos rappels à chaque point de thèse. Sans vous, mes analyses statistiques seraient réduites à des tests t et des chi-carrés et les graphes seraient des boxplots et des histogrammes. Grâce à votre exigence, j'arrive maintenant à maîtriser le fonctionnement complexe des cours tropicaux insulaires. Merci !!!!!

Merci aussi à mon co-Directeur, Dr Dieuseul Prédélus pour avoir accepté d'apporter sa signature même, n'étant pas du domaine, il avait compris que la présence d'un co-Directeur en Haïti était la condition sine qua non pour avoir le financement de l'Ambassade de France.

Mes sincères remerciements à tous les membres de mon comité de suivi de thèse : Stéphane Pesce, qui a été plus qu'un rapporteur. Il a voulu à tout prix la réussite de la thèse et a conseillé de trouver d'autres moyens de financement. Pierre Marmonier pour ses conseils salutaires, son enseignement sur la dissection et la quantification du contenu stomacal d'insectes. Régis Céréghino pour avoir partagé avec moi ses connaissances sur les îles caribéennes. Nuria Bonada, qui m'a aidé dans l'application des traits fonctionnels multiples. A tous, vos conseils ont été très riches et pertinents. Ils m'ont conduit à bon port.

Un remerciement spécial à tous les membres du jury de thèse qui ont accepté sans hésiter et avec beaucoup de gentillesse d'évaluer mon travail. Merci à Evelyne Franquet et Jean-Nicolas Beisel d'avoir accepté la tâche de rapporteur sur cette thèse et merci à Virginie Archaimbault, Pierre Marmonier et Régis Céréghino pour avoir pris le temps d'examiner mon travail.

Merci au Pr. Annick Suzor-Weiner, Chargée de mission auprès de l'Agence Universitaire de la Francophonie (AUF) pour m'avoir soutenu financièrement dans l'attente des derniers fonds pour terminer cette thèse et à Nadine Brochet, directrice administrative au LEHNA, pour avoir su gérer

la récupération de ces fonds inédits. Merci également au Pr. Christophe Douady et au comité H2O Lyon qu'il préside pour m'avoir soutenu financièrement à travers une bourse H2OLyon et à Claire-Lise Meyer pour avoir assuré le suivi. Sans cette aide financière, la thèse ne serait probablement pas allée à son terme.

Merci à tous les membres de l'équipe BPH=>BAH qui m'ont accueilli à bras ouverts dès mon arrivée à Lyon. Cette équipe est constituée de personnes merveilleuses qui m'ont apporté un immense soutien. Je n'oublierais jamais les apéros et les pots « prétextes » organisés à chaque occasion de la vie scientifique et personnelle des membres de l'équipe. Même si le Covid-19 a temporairement distendu ces liens, je garderais un excellent souvenir de ces moments.

Un remerciement spécial à Gilles Cuny pour son accompagnement au laboratoire pendant les deux épisodes de confinement, les vacances administratives et même certains week-end. Sinon, je n'aurais pas pu terminer le tri et la détermination de mes deux campagnes d'échantillonnage.

Merci à Noëline Garcia pour avoir mis son expertise à ma disposition dans l'identification des taxons difficiles et pour son aide dans la détermination.

Merci à Colin Issartel, le courageux, qui m'a aidé au tri, à la dissection des pièces buccales et à la préparation des montages du contenu stomacal. Seul, il a photographié toutes mes pièces buccales.

Merci à Lara Konecny, la méticuleuse, pour m'avoir entraîné dans le processus de préparation des échantillons d'ADN jusqu'à l'envoi pour séquençage.

Merci à Maxence Forcellini pour son enseignement à l'utilisation de SeaView et la construction des arbres phylogénétiques.

Merci à Clémentine François pour ses commentaires éclairants sur l'interprétation de mes arbres phylogénétiques.

Merci à Basile Cousin pour son enseignement sur le logiciel QGIS.

Mes vifs remerciements s'adressent à monsieur Fritz Deshommes, Recteur de l'UEH, Monsieur Jacques Blaise, vice-recteur à la recherche et monsieur Hérold Toussaint, vice-recteur aux affaires académiques pour avoir facilité la deuxième campagne de terrain ainsi qu'aux collègues de l'Ecole Normale Supérieure de l'UEH.

Un remerciement spécial à Josemar St-Victor, responsable de l'espace CampusFrance en Haïti, pour son orientation sans faille depuis les premiers contacts jusqu'à l'obtention du financement de l'Ambassade.

Je ne pourrais terminer sans remercier mes supérieurs et collègues du Ministère haïtien de l'Education Nationale et de la Formation Professionnelle (MENFP) : Jacques Yvon Pierre, Job

Maurice, Wilnor Pierre, Maxime Mézilas, Miguel Fleurijean, Dory Daniel, Oswald Morpeau, Judith Phadael Pierrot.

Merci à Ruth Bastardo, Pérez-Gelabert, D.E. de la République voisine, Yoandri, S. Megna, Juan Antonio Delgado Iniesta, Felipe Moreira et Franklyn Cala Riquelme de Cuba qui n'ont pas hésité à partager avec moi des documents sur les deux îles voisines.

Merci à tous les membres de LHP : Michèle Dalon, Geneviève Gilbert, Bernard Champagnon, Pierre. Michèle, tu es vraiment spéciale !

Merci à Marcelle Coingt et Larrissa Tcheremnova, de merveilleuses dames que j'ai rencontrées au CCAS du Tonkin. Elles m'ont donné la joie de vivre.

Je remercie l'ensemble des doctorants du LEHNA ou d'ailleurs que j'ai eu la chance de côtoyer. Un remerciement spécial à Pauline Guenser pour tout le bonheur que tu m'a apporté, ton soutien sans faille et ta bienveillance. Même n'étant plus au labo, tu m'envoies des messages pour avoir de mes nouvelles. J'ai été émue de recevoir ton mail m'offrant ton aide après le passage du séisme dévastateur du 14 août 2021 en Haïti. Tu es vraiment spéciale Pauline !

Un immense merci à Charlotte R., Pauline D. et Pauline E. pour leur accompagnement au labo.

Merci E. Tham et D. Dorcelly qui m'ont accompagné à titre de conducteur mais arrivés sur le terrain qui ont aussi largement participé à l'échantillonnage.

Merci à mon Papa qui exprime toujours sa fierté envers moi même s'il ne comprend pas vraiment tout ce que je fais. Merci à mes grands frères et à mes sœurs, spécialement à Nancy qui s'occupe de tout en mon absence.



A mes courageuses mère et grand'mère défunttes Henriette Alexis et Henriette Chaperon





# *Avant-propos*

Cette thèse a été réalisée dans son intégralité au sein de l'équipe Biodiversité et Plasticité dans les Hydrosystèmes (BPH) devenue Biodiversité et Adaptation dans les Hydrosystèmes (BAH) du Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés (LEHNA). Les thématiques de recherche de l'équipe s'articulent autour de l'identification des mécanismes biologiques et écologiques en cause dans le fonctionnement des hydrosystèmes, la prévision des effets des changements globaux et la mesure des effets des opérations de restauration. Les principaux modèles biologiques sont les poissons, les macroinvertébrés et les macrophytes. Pendant ma thèse, j'ai eu la chance de me pencher sur les macroinvertébrés benthiques des îles tropicales.

Ce projet de recherche n'aurait pas vu le jour sans le soutien financier du Ministère français des affaires étrangères à travers son Ambassade en Haïti et n'aurait pas pu arriver à terme sans le financement du LEHNA, de la Conférence des présidents d'universités en France et surtout de celui de H2OLyon qui ont permis la réalisation finale.

Durant la thèse, chaque année, l'état d'avancement du projet de recherche a été présenté devant un comité de suivi composé du directeur de thèse, Sylvain Dolédec et des membres suivants: Stéphane Pesce (INRAE, Lyon), Nuria Bonada (Univ. Barcelona), Pierre Marmonier (LEHNA), et R. Céréghino (Univ. Toulouse).

Pendant la thèse, j'ai suivi diverses formations (séminaire de doctorants au service de l'innovation des entreprises et organisations et Éthique de la recherche) et j'ai participé à un congrès international (*European conference of tropical ecology*, juin 2022) où j'ai pu présenter une communication orale sur le thème : *Species richness and endemism of Caribbean aquatic entomofauna : role of climate, island area, and distance from mainland*.

Un article a été publié dans *Frontiers of Biogeography* : Cinéas, C. & Dolédec, S. 2022. Species richness and composition of Caribbean aquatic entomofauna : role of climate, island area, and distance to mainland.

Un second article est en cours de finalisation pour la revue *Hydrobiologia* : Cinéas, C. & Dolédec, S. Relative influence of climate, physical and chemical variables on the taxonomic and functional composition of macroinvertebrate communities in Haitian rivers.



# *Résumé*

Issues majoritairement d'éruptions volcaniques, mais également de soulèvements sédimentaires, d'une cassure continentale ou d'un prisme d'accrétion et à des périodes géologiques distinctes, les îles caribéennes sont caractérisées par une hétérogénéité de reliefs, de taille (13 et 110 000 km<sup>2</sup>) et d'altitude (20 à 3 087 m). Cette hétérogénéité des reliefs influence les régimes de précipitations (500 et 12 000 mm de pluies par an) et de températures (15 à 35°C). Elle a également des répercussions sur les réseaux hydrographiques avec des îles comme la Dominique qui comporte 365 cours d'eau permanents pour une superficie de 751 km<sup>2</sup> et d'autres îles où les cours d'eau permanents sont absents (Bahamas, 0 cours d'eau permanent pour une superficie de 13 943 km<sup>2</sup> lié à la grande perméabilité des sols).

En raison de son histoire géologique, de son hétérogénéité topographique et de sa position par rapport aux trois masses continentales américaines, l'archipel caribéen est un système modèle pour les études de biogéographie mais également pour les études des effets de la variation des conditions environnementales sur les communautés qui comportent de nombreuses espèces endémiques. Jusqu'à présent, la biogéographie des insectes aquatiques caribéens est peu connue de manière globale car la majorité des études ont été réalisées de manière isolée sur chaque île ou groupes d'îles séparément. Au nord de l'archipel caribéen, Hispaniola, la deuxième plus grande île par sa superficie et la plus élevée en altitude, est partagée par deux pays dont Haïti occupe la partie occidentale. Haïti, qu'on surnomme la terre haute, détient la plus grande hétérogénéité de reliefs de toutes les Caraïbes. En effet, 75% de sa superficie sont constitués de montagnes dont 52% ont des pentes de plus de 40%. Cette variabilité topographique entraîne une variabilité dans les précipitations (entre 400 et 4 000 mm de pluie par an) et les températures (15 à 35°C) et conduit à une diversité de microclimats favorables à la biodiversité et à l'endémisme de la faune et de la flore. Haïti comporte 9 grandes zones écologiques dont la plus importante est la Réserve Biosphère de la Hotte (RBH). Cette réserve constitue le plus grand hotspot de biodiversité des Caraïbes et comporte la plus grande concentration d'Amphibiens endémiques. Les études sur la faune d'Haïti consacrées à l'évaluation de la biodiversité se sont concentrées majoritairement sur la faune de Vertébrés tandis qu'il y a peu d'études sur la faune d'Invertébrés et les études concernant la faune d'Invertébrés aquatiques d'eau douce sont presque inexistantes alors que le pays détient un réseau hydrographique important avec des centaines de petits cours d'eau.

Cette thèse a donc pour objectif de combler cette lacune. Elle comporte une analyse de la biogéographie des insectes aquatiques d'eau douce des îles caribéennes et la toute première étude écologique de la faune de macroinvertébrés et du fonctionnement des cours d'eau d'Haïti.

Le premier objectif a donc consisté (1) à établir une base de données sur les connaissances taxonomiques des insectes aquatiques des eaux douces des Caraïbes et (2) à évaluer la contribution des variables climatiques régionales (diversité climatique, température, précipitation, importance du réseau hydrographique), géographiques (distance par rapport au continent), géologiques (âge de fin d'émergence) et topographiques (altitude et superficie) sur l'endémisme, la richesse et la composition spécifique des communautés en tenant compte de la capacité de dispersion des espèces. Cet objectif a reposé sur une revue de la littérature qui a permis de compiler l'ensemble des données sur la richesse spécifique et l'endémisme de quatre ordres d'insectes présents dans toutes les unités (Odonates, Coléoptères, Trichoptères et Ephéméroptères), d'une part, et sur trois groupes taxonomiques (Insectes, Crustacés et Mollusques) plus spécifiquement sur l'île Hispaniola avec un focus sur la RBH, d'autre part. Nos résultats ont montré que les 4 ordres d'insectes aquatiques sélectionnés détiennent une richesse spécifique (1 027 espèces) et un endémisme (>60%) élevés, lesquels sont influencés par la superficie, la diversité climatique et l'âge de fin d'émergence des îles. En dessous d'un certain seuil, la superficie de l'île ne joue plus sur la richesse des Trichoptères et des Ephéméroptères indiquant un "effet des petites îles". La distance des îles par rapport aux continents a un effet marginal seulement sur la richesse et l'endémisme des espèces qui dispersent moins bien et présentent un endémisme plus élevé. Par contre, nous avons montré que la similarité de la composition spécifique des îles dépendait de leur taille et de leur distance par rapport aux continents. De plus, l'inventaire spécifique de la faune d'invertébrés aquatiques de l'île Hispaniola a permis de dénombrer 766 espèces dont 245 sont endémiques à l'île et a révélé que dans la partie ouest (Haïti) on pouvait recenser seulement 86 espèces dont 27 espèces ont été inventoriées dans la RBH. A titre de comparaison, 345 espèces ont été décrites dans la partie est (République dominicaine) de l'île d'Hispaniola soulignant le déséquilibre dans les inventaires entre les deux pays.

Le second objectif a consisté en une étude en écologie des communautés afin de déterminer les effets des différences de conditions physiques et chimiques locales (profondeur, type de substrat, vitesse de courant, conductivité, concentration et saturation en oxygène, pH) liées à la différence d'exposition des rivières aux variations de précipitation, sur la structure (abondance et richesse taxonomique) et le fonctionnement (diversité fonctionnelle, apports allochtones vs.

autochtones) des communautés de macroinvertébrés benthiques. Les communautés de macroinvertébrés benthiques de 15 localités réparties suivant un gradient d'altitude dans 4 cours d'eau de la RBH, ont été échantillonnées sur deux années pendant la saison de plus faible débit. Douze échantillons ont été réalisés à chaque localité et les variables physico-chimiques ont été enregistrées à l'aide d'une sonde multiparamètre et la taille des substrats et la vitesse du courant ont été évaluées visuellement. Après tri et détermination à la famille, certains individus ont été séquencés pour lever des doutes taxonomiques. Un jeu de traits a été constitué en assignant les familles échantillonnées à des groupes fonctionnels déjà identifiés dans le néotropical. Enfin, les chroniques climatiques (11 ans) ont permis de déterminer le degré d'exposition des localités aux précipitations.

Nous montrons qu'une plus forte exposition aux variations de précipitations induit une plus faible abondance et une plus faible richesse taxonomique en invertébrés aquatiques mais une plus forte diversité fonctionnelle en comparaison d'une moindre exposition à celles-ci. Ces différences d'exposition s'accompagnent également de différences dans la composition taxonomique en lien avec la profondeur et l'oxygénation de l'eau et en partie avec la diversité des substrats plus élevées en zone moins exposée. De plus, malgré la faible résolution taxonomique utilisée, une ségrégation amont-aval des communautés en lien avec la température de l'eau (plus froide à l'amont), la vitesse de courant (plus élevée à l'amont) et en partie la diversité des substrats (plus élevée à l'amont) a pu être mise en évidence.

La mise en avant de familles indicatrices a permis de confirmer les conditions d'habitat qui prévalent dans chaque rivière. L'oxygénation, la vitesse du courant, la diversité de substrat et la profondeur sont les principaux facteurs qui structurent les communautés de macroinvertébrés des cours d'eau haïtiens. On montre qu'une plus forte exposition aux variations de précipitations s'accompagne d'une sélection d'organismes possédant des traits de résistance et de résilience (plus petite taille, plus grande flexibilité, forme allongée, attachement temporaire) en accord avec la littérature. Du point de vue fonctionnel, les collecteurs de matière organique dominant dans les rivières indépendamment de leur exposition et du gradient altitudinal. Cependant, on montre que les types d'aliments séparent significativement les communautés dont les organismes consomment majoritairement de la FPOM et des microphytes en aval tandis que les communautés de l'amont sont plus tournées vers de la matière organique plus grossière. Par ailleurs, les substituts des fonctions écosystémiques des cours d'eau ont démontré un très faible ratio CPOM/FPOM en lien avec la quasi-absence de déchiqueteurs dans ces cours d'eau suggérant une contribution allochtone

potentiellement faible pour le fonctionnement de ceux-ci. Les processus hétérotrophes et l'instabilité du substrat dominant en cas de plus forte exposition aux variations de précipitations suggérant l'impact des perturbations sur le fonctionnement. On montre également que même pour la rivière la moins exposée, des variations interannuelles dans le niveau d'autotrophie et la stabilité du substrat peuvent survenir. On peut attribuer ces changements aux potentielles crues importantes survenues avant la deuxième campagne d'échantillonnage et qui ont renouvelé le substrat et éliminé le biofilm faisant passer la rivière de processus autotrophes à hétérotrophes.

Le troisième objectif visait à analyser les régimes alimentaires effectifs des principales familles rencontrés dans les échantillonnages effectués précédemment. En effet, l'étude précédente a montré que les groupes fonctionnels trophiques, tels que tirés de la littérature, ne discriminent pas significativement les échantillons entre rivières ou entre amont aval. 92 individus appartenant aux cinq familles les plus abondantes ont donc été disséqués, leur contenu intestinal a été identifié puis quantifié (MOP, tissus végétaux, tissus animaux, sédiment) et leurs pièces buccales (mandibules et labre) ont été observées et mesurées. De l'analyse des données, on peut classer ces familles en trois groupes : les Baetidae et les Leptohyphidae qui ont leur pièces buccales de dimensions semblables peu variables et qui consomment en grande partie de la matière organique particulaire, les Glossosomatidae avec les denticules et les *prothesca* transformés en une pièce coupante et qui consomment des algues en grande proportions, et les Caenidae aux pièces buccales de grandes dimensions et les Hydropsychidae aux pièces buccales fortes et de grandes dimensions, plutôt omnivores, mais présentant une large variabilité intra-famille.

L'analyse du contenu intestinal et des pièces buccales de ces organismes décrit une variabilité dans les types d'aliments ingérés et dans la taille des pièces buccales entre familles. Elle décrit aussi une variabilité dans les types d'aliments et de la taille des pièces buccales entre les individus appartenant aux Caenidae et aux Hydropsychidae. Ce qui peut suggérer un éventuel changement ontogénétique dans le régime trophique des familles des Caenidae et des Hydropsychidae, une variation intra-famille dans le régime alimentaire mais aussi probablement un certain opportunisme.

**Mots clés : Biogéographie, Caraïbes, Iles tropicales, Superficie des Îles, Effet des Petites Îles, Hétérogénéité topographique, Physico-chimie, Paramètres hydrauliques, Réserve Biosphère, Climat, Petits Cours d'Eau, Biodiversité, Macroinvertébrés benthiques, Endémisme, Traits biologiques, Groupes Fonctionnels Trophiques.**

# *Abstract*

Resulting mainly from volcanic eruptions, sedimentary uplift, break of the continental crust or accretionary prism at distinct geological periods, the Caribbean islands are characterized by a great heterogeneity of reliefs, area (13 and 110,000 km<sup>2</sup>) and altitude (20 to 3,087 m). This heterogeneity influences the precipitation regimes (500 and 12,000 mm/ y.) and air temperatures (15 to 35°C). It also has repercussions on the hydrographic networks with islands such as Dominica, which has 365 permanent streams for 751 km<sup>2</sup> and other islands where permanent streams are absent such as Bahamas (0 permanent stream for 13,943 km<sup>2</sup>) linked to the high permeability of the soil.

Due to its geological history, its topographic heterogeneity and its position in relation to the three American mainlands, the Caribbean archipelago is a model system for studies of biogeography but also for the study of the effects of the variation of environmental conditions on communities that include many endemic species. Until now, the biogeography of Caribbean aquatic insects is poorly known globally because major studies have been carried out in isolation on each island or groups of islands separately. To the north of the Caribbean archipelago, the island of Hispaniola, the second largest island by area and the highest in altitude, is shared by two countries of which Haiti occupies the western part. Haiti, which is nicknamed the « high land », has the highest heterogeneity of reliefs in the entire Caribbean. In fact, 75% of its area is made up of mountains, 52% of which have slopes of more than 40%. This topographical variability leads to variability in precipitation (between 400 and 4,000 mm per year) and temperatures (15 to 35° C) and leads to a diversity of microclimates favorable to biodiversity and to fauna and flora endemism. Haiti has 9 main ecological zones, the most important of which is the La Hotte Biosphere Reserve (RBH). This reserve is the largest biodiversity hotspot in the Caribbean and has the highest concentration of endemic Amphibians. The studies on the fauna of Haiti dedicated to the evaluation of the biodiversity concentrated mainly on the fauna of Vertebrates while there are few studies on the fauna of invertebrates and the studies concerning the fauna of freshwater invertebrates are non-existent while the country has an important hydrographic network with hundreds of small rivers.

This thesis aims to fill this gap. It includes an analysis of the biogeography of freshwater aquatic insects of the Caribbean islands and the first-ever ecological study of the macroinvertebrate fauna and the functioning of Haiti's rivers.



The first objective therefore consisted to (1) establish a database of taxonomic knowledge of aquatic insects in the freshwaters of the Caribbean and (2) evaluate the contribution of regional climatic variables (climate diversity, temperature, precipitation, importance of hydrographic network), geographic (distance from the mainlands), geological (age of end of emergence) and topographic (altitude and area) on the endemism, specific richness and composition of the communities taking into account the dispersal ability of taxonomic groups. This objective was based on a review of the literature which made it possible to compile all the data on the specific richness and endemism of the 4 orders of insects present in all the units (Odonata, Coleoptera, Trichoptera and Ephemeroptera), on the one hand, and on three taxonomic groups (Insects, Crustaceans and Molluscs) more specifically on the island of Hispaniola with a focus on the RBH, on the other hand. Our results show that the 4 orders of aquatic insects selected have high specific richness (1027 species) and endemism (>60%), which are influenced by area, climatic diversity and age of end of emergence of islands. Below a certain threshold, the island area no longer affects the richness of Trichoptera and Ephemeroptera, indicating a “small island effect”. The distance from mainlands has only a marginal effect on the species richness and endemism of less dispersers, which have a higher endemism. On the other hand, I show that the similarity of specific compositions of the islands depend on their area and their distance from mainlands. In addition, the specific inventory of the aquatic invertebrate fauna of Hispaniola Island made it possible to count 766 species of which 245 are endemic to the island and reveals that in the western part (Haiti) only 86 species could be counted of which 27 species have been inventoried in the RBH. By way of comparison, 345 species have been described in the eastern part (Dominican Republic) of the island of Hispaniola, highlighting the imbalance in inventories between the two countries.

The second objective consisted of a study in community ecology in order to determine the effects of differences in local physical and chemical conditions (depth, type of substrate, velocity, conductivity, oxygen concentration and saturation, pH) related to the difference exposure of rivers to variations in precipitation, on the structure (abundance and taxonomic richness) and functioning (functional diversity, allochthonous vs. autochthonous contributions) of benthic macroinvertebrate communities. Benthic macroinvertebrate communities from 15 locations along an elevational gradient in 4 RBH streams were sampled over two years during the dry season. Twelve samples were taken at each locality and the physico-chemical variables were recorded using a multiparameter probe and the size of the substrates and the velocity were visually assessed. After sorting and determining the family, some individuals were sequenced to remove taxonomic doubts.

A set of traits was constituted by assigning the families sampled to functional groups already identified in the neotropics. Finally, the climate chronicles (11 years) made it possible to determine the degree of exposure of the localities to precipitation.

I show that a higher exposure to precipitation variations induces a lower abundance, a lower taxonomic richness in aquatic invertebrates but a higher functional diversity compared to the least exposed river. These differences in exposure are also accompanied by differences in the taxonomic composition related to depth and oxygenation and partly to the diversity of higher substrates. Moreover, despite the low taxonomic resolution used, an upstream-downstream segregation of communities related to water temperature (colder upstream), velocity (higher upstream) and partly the diversity of the substrates (higher upstream) could be highlighted.

The highlighting of family indicators made it possible to confirm the habitat conditions prevailing in each river. Oxygenation, velocity, substrate diversity and depth are the main factors that structure macroinvertebrate communities in Haitian rivers. Moreover, it is shown that higher exposure to precipitation variations is accompanied by a selection of organisms possessing resistance and resilience traits (smaller size, greater flexibility, streamlined, temporary attachment) in agreement with the literature. From a functional point of view, organic matter collectors dominate in rivers regardless of their exposure and the altitudinal gradient. However, we show that food types significantly separate downstream communities whose organisms mainly consume FPOM and microphytes while upstream communities are more oriented towards coarser organic matter. In addition, the surrogates of the ecosystem functions of the rivers demonstrated a very low CPOM/FPOM ratio in connection with the virtual absence of shredders in rivers, suggesting a potentially low allochthonous contribution to their functioning. Heterotrophic processes and substrate instability dominate in case of higher exposure to precipitation variations suggesting the impact of disturbances on the functioning. It is also shown that even for the least exposed river, interannual variations in the level of autotrophy and the stability of the substrate can occur. These changes can be attributed to the potential major spates that occurred before the second sampling and which renewed the substrate and eliminated the biofilm, causing the river to switch from autotrophic to heterotrophic processes.

The third objective was to analyze the effective diets of the main families encountered in the sampling carried out previously. Indeed, the previous study showed that trophic functional groups, as taken from the literature, do not significantly discriminate samples between rivers or between

upstream and downstream. 92 individuals belonging to the 5 most abundant families were therefore dissected, their gut contents were identified then quantified (MOP, plant tissues, animal tissues, sediment) and their mouthparts (mandibles and labrum) were observed and measured. From the analysis of the data, we can classify these families into three groups: (1) the Baetidae and the Leptohyphidae with their mouthparts of similar dimensions which vary little and which consume a large part of particulate organic matter, (2) the Glossosomatidae with the denticles and the prothesca transformed into a sharp piece and which consume algae in large proportions, (3) the Caenidae with large mouthparts and the Hydropsychidae with strong, large mouthparts which feed on all but with large variation across specimens of the two families. Analysis of the gut contents and mouthparts of these organisms describes variability in the types of food ingested and in the size of the mouthparts between families. It also describes variability in food types and mouthpart size between individuals belonging to Caenidae and Hydropsychidae. This may suggest a possible ontogenetic change in the trophic diet of the Caenidae and Hydropsychidae families, but also probably a certain opportunism.

**Keywords :** Biogeography, Caribbean, Tropical islands, Island area, Small Islands Effects, Topographic heterogeneity, Biosphere Reserve, Climate, Physico-chemistry, Hydraulics, Small streams, Biodiversity, Benthic macroinvertebrates, Endemism, Biological Traits, Feeding Functional Groups.

# *Introduction générale*

A travers le monde, l'accroissement des populations humaines et l'augmentation de la demande en eau constituent une menace grandissante pour les écosystèmes aquatiques (Strayer & Dudgeon, 2010 ; Abell et al., 2008 ; MEA, 2005) qui représentent moins de 1% de la surface terrestre et hébergent une importante biodiversité, soit 6% de toutes les espèces décrites à travers le monde (Dudgeon et al., 2006). Parmi ceux-ci, les cours d'eau insulaires tropicaux s'écoulent dans des régions qui représentent seulement 10% de la surface totale du globe mais qui contiennent les habitats les plus divers (Wilson, 1988) et hébergent la plus forte richesse biologique du monde en termes d'espèces (Collen et al., 2008 ; Hawkins, 2001) et sont donc considérées comme les plus grands réservoirs de biodiversité de la planète (Whitmore, 1998). Or, les régions tropicales sont situées en majorité dans des pays en voie de développement où elles sont exposées à de fortes pressions anthropiques (Barlow et al., 2018) mettant en danger cette richesse biologique. Compte-tenu de l'ampleur des menaces et des altérations possibles, une identification des facteurs conditionnant la distribution des organismes aquatiques, la composition et le fonctionnement des communautés des cours d'eau tropicaux insulaires est une nécessité afin, notamment, de mieux orienter les politiques de gestion et de conservation.

En écologie des communautés, il a été établi que les assemblages des espèces dépendent d'un ensemble de filtres hiérarchiques (Keddy, 1992). A l'échelle continentale ou régionale, ces filtres correspondent à des processus liés à des événements biogéographiques ou à l'histoire évolutive de l'espèce (Lortie et al., 2004 ; Forey et al., 2010). A l'échelle locale, ce sont les filtres biotiques et abiotiques qui interviennent dans l'assemblage des communautés (Sargent & Ackerly, 2008) en contraignant les espèces à développer des adaptations morphologiques, physiologiques ou phénologiques (Gross et al., 2009) connues sous le terme de traits fonctionnels. Ces adaptations conditionnent l'installation et la survie des organismes et structurent ainsi les communautés locales (Lortie et al., 2004 ; Sargent & Ackerly, 2008). Dans les cours d'eau, les espèces doivent passer les filtres régionaux du bassin versant (climat, relief, géologie) (Poff, 1997) et à l'échelle locale, ce sont les filtres biotiques (compétition, prédation, parasitisme) (Heino et al., 2012) et abiotiques (chimie, température, vitesse du courant, taille du cours d'eau) qui déterminent la sélection des organismes au sein des communautés (Laughlin & Abella, 2009).

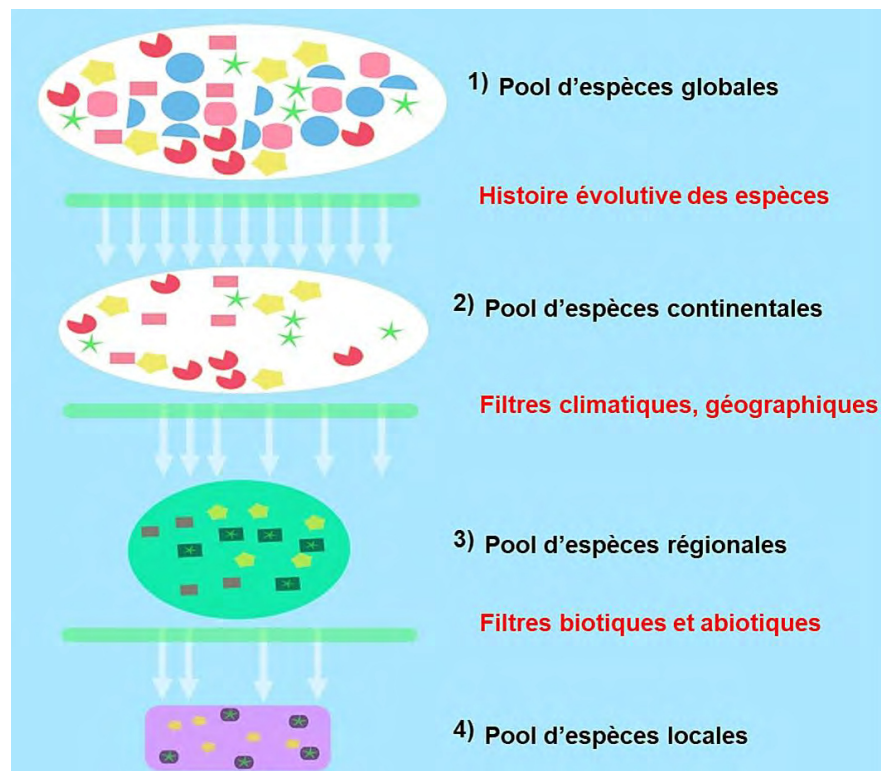


Figure 1. Succession de filtres structurant les communautés à différentes échelles spatiales (échelles globale, continentale, régionale, locale). Les symboles représentent les espèces et les niveaux 1 à 4 représentent les pools d'espèces résultant de l'effet du filtre.

Les connaissances scientifiques du mode d'assemblages des macroinvertébrés benthiques dans les cours d'eau et des facteurs qui les contrôlent sur de vastes zones géographiques ont progressé en lien avec la demande sociétale et la législation (Clean Water Act aux Etats-Unis; US CWA, 1972 ; ou la Directive Cadre de l'eau en Europe ; European Council, 2000) et la nécessité de mettre en place des suivis biologiques de la qualité des cours d'eau pour déterminer de manière rigoureuse l'état écologique de ceux-ci. Les protocoles d'échantillonnage développés dans les régions continentales tempérées, sont souvent transposés dans les petits cours d'eau insulaires tropicaux alors que ceux-ci diffèrent de leurs homologues continentaux et tempérés par leurs histoires biogéographiques et leurs caractéristiques climatiques et géologiques (Smith et al., 2003 ; Covich et al. 2003, Oki & Brasher 2003).

En général, les rivières insulaires tropicales sont de petits cours d'eau d'ordre 1 à 4 aux chenaux relativement rectilignes, courts et escarpés entraînant des courants à caractère torrentiel, avec une alternance de faciès de types cascade/bassin et radier/rapide tels que décrit pour des cours d'eau européens par Malavoi (1989). Ces cours d'eau drainent des bassins versants relativement petits et étroits et se déversent directement dans la mer (Smith et al., 2003) (Fig. 2). Ils sont exposés à des températures de l'air peu fluctuantes mais à d'importantes fluctuations de précipitations, en

lien avec les tempêtes tropicales, les ouragans mais aussi des épisodes de sécheresse (Covich et al., 2003 ; Oki & Brasher, 2003).

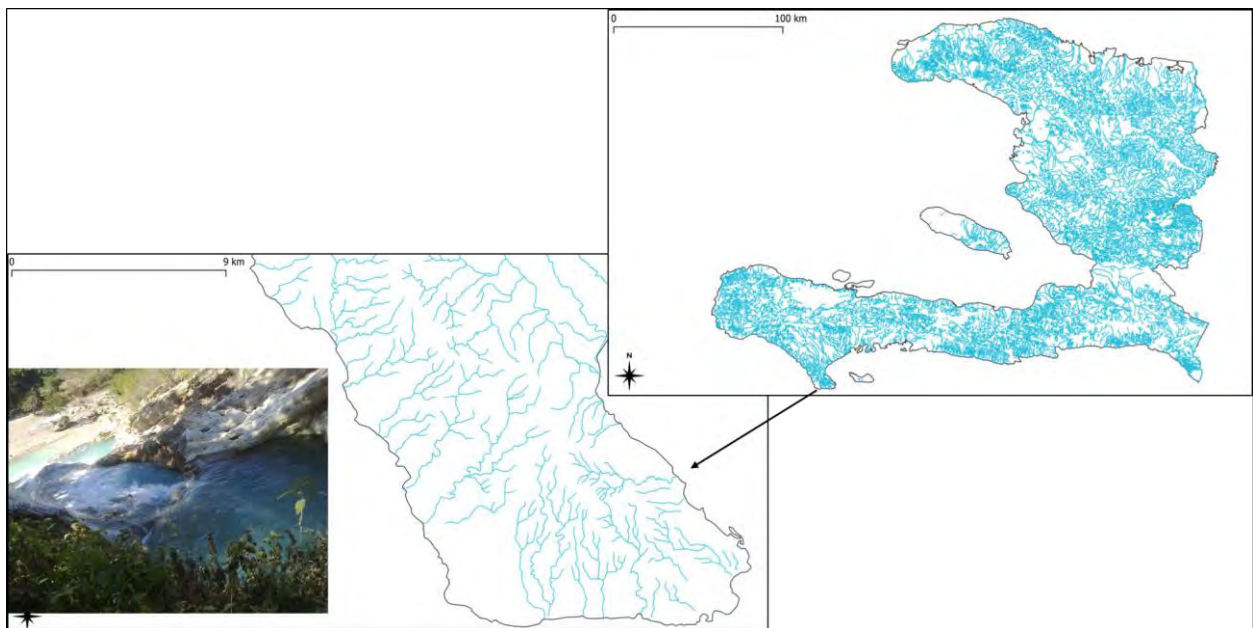


Figure 2. Configuration des petits cours insulaires et leur bassin versant (Carte des rivières principales et secondaires d'Haïti (CNIGS) et Bassin Zim dans le Plateau Central (Haïti)).

L'émergence des îles océaniques, issues en majeure partie d'activités volcaniques, commence par une phase initiale caractérisée par une éruption violente qui entraîne la formation d'une île à altitude élevée et souvent très escarpée. Cette formation est suivie d'une phase lente de déclin marquée par un processus d'érosion ou d'affaissement (Craig, 2003). Ce processus induit une hétérogénéité topographique (variations de la superficie, de l'altitude et de la connectivité des îles) (Whittaker et al., 2008 ; Whittaker & Fernandez-Palacios, 2007). Ce mode d'évolution topographique des îles océaniques, avec une alternance d'émersion et d'érosion, exerce une pression sur la biodiversité colonisatrice et favorise la spéciation (Valente et al., 2020). Les îles caribéennes abritent une biodiversité exceptionnelle qui a pu évoluer de manière isolée des continents adjacents. Ceci a conduit à des taux d'endémisme très forts. L'archipel caribéen présente ainsi des niveaux élevés de diversité biologique et d'endémisme aussi bien dans la flore que dans la faune qu'il se distingue comme l'un des 36 points chauds de biodiversité dans le monde. (Myers et al., 2000).

Étant des entités écologiques isolées présentant des habitats contrastés, les îles sont considérées comme d'excellents laboratoires naturels permettant de mieux comprendre les mécanismes évolutifs (Warren et al., 2015). Leur étude a permis de donner naissance à de grandes

théories dont la fameuse théorie de la biogéographie insulaire (TIB, MacArthur & Wilson, 1967). Partant du principe que la richesse des îles dépend d'un équilibre dynamique entre les processus d'immigration, de colonisation et d'extinction, la théorie de la biogéographie insulaire prédit que la richesse spécifique d'une île est fonction de sa superficie et de sa distance par rapport au continent en supposant que le taux d'installation des nouvelles espèces colonisatrices sur une île est égal au taux d'espèces éteintes. Une île de petite taille offrirait ainsi un espace restreint, contraignant l'expansion des populations et serait donc soumise à un taux d'extinction plus fort qu'une île plus grande et une île proche du continent offrira plus d'opportunités aux colonisateurs qu'une île plus distante (MacArthur & Wilson, 1967). Cette théorie a suscité un intérêt grandissant au sein de la communauté scientifique pour comprendre la singularité des îles. Cependant, selon Lack (1976), l'équilibre dynamique entre immigration, colonisation et extinction ne peut pas à lui seul expliquer la richesse spécifique des communautés insulaires. Les filtres environnementaux locaux participent aussi comme des moteurs évolutifs importants et notamment la diversité des habitats au sein des îles. Nekola & White (1999) de leur côté ont suggéré la nécessité de mieux prendre en compte des paramètres intrinsèques des espèces. Selon ces auteurs, la colonisation d'une île par une espèce dépend de sa capacité de dispersion et son installation dépend de ses exigences écologiques. Autrement dit, la diminution de la richesse avec la distance au continent peut être causée à la fois par une différence des conditions environnementales sur les îles (les gradients climatiques par exemple) qui favorisent certaines espèces et en éliminent d'autres, et par des différences dans la capacité de dispersion des espèces. Si la relation espèce-superficie (SAR pour "Species-Area Relationship") reste le modèle le plus général et le plus souvent désigné comme une des règles fondamentales pour expliquer la richesse des communautés, Lomolino & Weiser (2001) ont cependant observé qu'en dessous d'un certain seuil la richesse spécifique des petites îles peut varier indépendamment de leur taille. Ce phénomène, connu sous le terme de "Small Island Effect" (SIE), peut s'expliquer soit par une plus grande quantité d'apports de nutriments d'origine océanique qui annulent l'effet de la surface sur la richesse des espèces dans les petites îles (Anderson & Wait 2001, Barrett et al. 2003), par des différences dans la disponibilité de l'habitat (Triantis et al. 2003) ou par des différences de sensibilité aux perturbations d'origine océanique qui rendent les petites îles susceptibles de se trouver à différents points de récupération après une perturbation et donc de supporter une gamme plus large de richesse en espèces (Whittaker 1995).

L'archipel caribéen constitue un système idéal pour des études biogéographiques. En effet, l'archipel est encadré par les trois continents américains (Central, Nord et Sud) qui constituent autant de sources potentielles de colonisation et comporte une grande variabilité topographique

avec des îles de différentes tailles (13 et 110 000 km<sup>2</sup>) et d'altitudes variées (20 à 3087 m) (Fig. 3). Par ailleurs, ces îles constituent une mosaïque d'histoires géologiques. Pour la majorité, elles sont issues d'éruptions volcaniques tandis que d'autres proviennent de soulèvements sédimentaires (les îles Bahamas et les îles Turques et Caïques), de prisme d'accrétion (la Barbade) ou de la fragmentation continentale (Trinité et Tobago) à des périodes géologiques distinctes (Cruse 2014). Certaines îles possèdent un grand nombre de cours d'eau permanents (365 sur l'île de la Dominique) alors que d'autres en sont dépourvues (Les îles Bahamas) (<https://www.fao.org/countryprofiles>).

## ***Histoire biogéographique des Caraïbes***

L'origine du biote caribéen a fait l'objet de grands débats pendant près d'un siècle et demeure jusqu'à ce jour incertaine. Trois grandes hypothèses sont en cours :

1) Darlington (1938) explique l'origine du biote antillais par la **dispersion sur l'eau** des organismes au moyen de radeaux naturels.

2) Suite à l'introduction de la théorie de la tectonique des plaques en 1960, l'hypothèse de la **vicariance** a été proposée. Selon ce modèle, au cours du Crétacé, les animaux du Nouveau Monde auraient été piégés dans les grandes Antilles via un pont terrestre entre les Proto-Antilles, qui deviendraient par la suite les grandes Antilles, et l'Amérique du Sud (Rosen, 1975 ; Crother & Guyer, 1996). Cette hypothèse a été réfutée par Hedges et al. (1996) qui, en se basant sur des études moléculaires d'amphibiens et de reptiles antillais, ont soutenu l'idée d'une dérivation plus récente de la faune vertébrée des Antilles par la dispersion sur l'eau sans pont terrestre. En effet, selon eux, même si la faune primaire des Caraïbes était arrivée via un pont terrestre, l'impact de la chute d'une météorite à la fin du Crétacé l'aurait anéanti. Ce qui expliquerait l'absence de biote ancien. Les niches vacantes auraient été remplies par un nouveau biote arrivant progressivement par la dispersion sur l'eau.

3) Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) s'appuient sur l'histoire géologique des grandes Antilles pour proposer une troisième hypothèse. Ces dernières auraient été connectées entre elles et avec le Nord de l'Amérique du Sud à la limite de l'Éo-Oligocène (33-35 MA). Cette connexion, le **GAARlandia** (GAAR = Greater Antilles Aves Ridge) du Cénozoïque moyen, aurait facilité le voyage des vertébrés sur la terre ferme. Cette hypothèse a été appuyée par Alonso et al. (2012) à travers l'étude phylogénétique de 10 espèces du genre *Peltophryne* (Amphibia : Bufonidae) présentes à Cuba, Hispaniola et Porto Rico. Cette étude montre que l'ancêtre commun de ce groupe aurait atteint ces trois îles il y a 33 MA, exactement au moment où le pont terrestre aurait existé. Leur incapacité à se disperser via la mer à cause de leur intolérance à l'eau salée explique leur



niveau d'endémisme (plus de 95% sur certaines îles) (Rivalta et al., 2014). Les barrières océaniques entre les îles auraient limité la dispersion des nouvelles espèces. Ceci pourrait justifier leur arrivée uniquement via la voie terrestre mais il existe aussi des espèces d'amphibiens sur les petites Antilles qui n'ont jamais été connectées entre elles ni avec les continents. Le débat n'est donc pas clos.

Les études de biogéographie dans les Caraïbes se sont concentrées essentiellement sur les vertébrés (Hedges et al., 1992 ; Tavares & Simmons, 2000 ; Dávalos, 2004 ; Camargo et al., 2009 ; Alonso et al., 2012) et les arthropodes terrestres (Hollocher & Williamson, 1996 ; Oneal et al., 2010 ; McHugh et al., 2014 ; Crews & Esposito, 2020) et ont conduit à des conclusions divergentes selon le groupe taxonomique. Ces études ont montré que les vertébrés non-volants (mammifères, reptiles et amphibiens) ont des parents proches en Amérique du Sud, que les poissons d'eau douce et les vertébrés volants (oiseaux et chauves-souris) ont des liens étroits avec l'Amérique du Nord et l'Amérique centrale et que les arthropodes terrestres ont des parents proches principalement en Amérique du Sud (McHugh et al., 2014) mais aussi en Amérique centrale et du Nord (Crews & Esposito, 2020 ; Davies & Bermingham, 2002). A ce jour, il n'existe presque pas d'études sur la biogéographie des invertébrés aquatiques sinon celles de Flint (1978) et de Bass (2003). Flint (1978) s'est limité à deux ordres d'insectes (Trichoptères et Odonates) distribués dans les Grandes Antilles (Cuba, Hispaniola, Jamaïque et Porto Rico) et les îles de taille moyenne (Guadeloupe, Martinique, Grenade, Dominique et St Vincent) essentiellement. Les petites îles n'ont pas été considérées car aucune espèce de Trichoptères n'avait été récolté à l'époque (Flint, 1978). Il montre une corrélation entre la richesse spécifique et la taille des îles avec un fort taux d'endémisme pour les Trichoptères (80% sur une seule île) alors que les espèces d'Odonates étaient largement distribuées avec seulement 15% des espèces endémiques à une seule île. La richesse spécifique des groupes étudiés était aussi liée à leur tolérance écologique. Flint (1978) a conclu que l'endémisme élevé des Trichoptères était dû à leur faible capacité d'atteindre les îles éloignées alors que les espèces d'Odonates qui dispersent mieux ont pu coloniser la majorité des îles considérées. Toutefois, d'autres travaux ont montré par la suite, que des espèces de Trichoptères étaient présentes sur certaines petites îles que Flint (1978) avait ignorées. En effet, dans une étude sur les macroinvertébrés des Caraïbes (328 espèces appartenant à 20 groupes taxonomiques), Bass (2003) a montré que la richesse en espèce était liée à la superficie et à l'altitude des îles. Son étude était cependant limitée à 14 îles de tailles comprises entre 13 et 751 km<sup>2</sup>, ne prenant pas en compte les grandes Antilles. De cette étude, Bass (2003) a conclu que les communautés sont dissemblables entre les îles du fait des barrières océaniques et la variation dans la composition des communautés intra-insulaires dépend également des perturbations fréquentes associées aux cyclones tropicaux.

# ***Organisation des communautés des cours d'eau insulaires tropicaux***

Les écosystèmes fluviaux sont naturellement caractérisés par une variabilité spatiale des conditions chimiques et physiques (température, concentration et saturation d'oxygène, profondeur, vitesse du courant, composition du substrat, largeur mouillée) résultant de la géologie (érodabilité des berges et du lit), de la végétation riveraine et des reliefs (Allan & Castillo, 2007 ; Angelier 2000 ; Montgomery & Buffington, 1997 ; Poff et al., 1997) à laquelle s'ajoute la topographie du réseau hydrographique qui induit un écoulement de l'eau unidirectionnel de l'amont vers l'aval (Brown et al., 2011). Les premières études sur l'organisation des communautés fluviales se sont davantage intéressées aux effets des variables environnementales sur la structure des communautés, c'est-à-dire l'abondance, la richesse et la composition taxonomique des communautés (Bonada et al., 2006). Elles ont donné naissance à un large éventail d'indices biotiques tenant compte de la valeur indicatrice des groupes taxonomiques inventoriés et nécessitant le plus souvent des conditions de références (Prins & Smith, 2007). L'application de ces indices à large échelle est souvent entravée par les variations dans la composition taxonomique des communautés d'une région à l'autre (Dolédec et al. 1999 ; Archaimbault et al., 2010). Pour pallier cet effet, de nouvelles approches prenant en compte les caractéristiques fonctionnelles des espèces dans l'analyse des réponses des communautés aux conditions environnementales ont été développées (Dolédec & Statzner, 2008 ; Díaz et al., 2007 ; Suding & Goldstein, 2008). Les différentes études examinant l'applicabilité des approches fonctionnelles à différentes régions géographiques ont conclu qu'elles sont indépendantes des contraintes régionales et peuvent être appliquées à des systèmes régionaux dont la composition spécifique diffère de celle des régions où elles ont été conçues (Statzner et al., 2004). Elles peuvent être appliquées à des rang taxonomiques supérieurs (Familles) (Gayraud et al., 2003 ; Menezes et al. 2010) et elles sont un outil complémentaire aux analyses taxonomiques en permettant d'appréhender le fonctionnement des communautés et plus largement celui des écosystèmes aquatiques (Statzner et al., 2001).

Le modèle du continuum fluvial (RCC pour River Continuum Concept) est l'une des approches fonctionnelles les plus utilisées en milieu fluvial. Le RCC considère l'évolution amont-aval (en lien à l'évolution des conditions physiques) de l'origine (autochtone ou allochtone), de l'importance et de la disponibilité de la matière organique (MO). Selon le RCC, en réponse à cette évolution de la MO, les communautés fluviales sont organisées en groupes fonctionnels trophiques (FFG pour "Functional Feeding Groups") le long de l'axe fluvial amont-aval. Brièvement, la

proportion relative de macroinvertébrés de déchiqueteurs (shredders) diminue de l'amont à l'aval en raison de la diminution de la quantité de la matière organique particulaire grossière (CPOM pour "Coarse Particulate Organic Matter") issue en grande partie de la végétation riveraine alors que la proportion relative des collecteurs-filtreurs, brouteurs et racleurs augmente du fait de l'augmentation de la matière organique particulaire fine (FPOM pour "Fine Particulate Organic Matter") provenant de la fragmentation du CPOM de l'amont, d'une part, et de l'augmentation de la croissance du périphyton et du biofilm, d'autre part (Vannote et al., 1980). Le RCC a été conçu dans des rivières continentales tempérées nord-américaines à une large plage thermique et à des précipitations saisonnières. Ces rivières diffèrent de celles de leurs homologues en zone tropicale exposée à une température plus chaude jamais inférieure à 15°C et sans saison marquée et à des précipitations importantes et imprédictibles (Covich et al., 2003 ; Smith et al., 2003 ; Dodds, 2002). L'application du modèle RCC aux cours d'eau tropicaux a conduit généralement à des conclusions divergentes. Certaines études ont révélé que les cours d'eau tropicaux hébergent peu ou presque pas de déchiqueteurs par rapport aux cours d'eau tempérés (Nouvelle Zélande : Jacobsen et al., 2008; Wallace et al., 1997), (Kenya : Dobson et al., 2002), (Papouasie-Nouvelle guinée: Dudgeon, 1994 ; Yule, 1996), (Hong Kong : Dudgeon, 1992), (Amazonie : Henderson & Walker 1986; Walker, 1987; Rueda-Delgado et al., 2006), (Porto Rico : Covich, 1988), (Costa Rica : Rosemond et al., 1998), (centre Brésil : Wantzen & Junk, 2000). La rareté des déchiqueteurs dans les rivières tropicales a été attribuée aux caractéristiques physiques et chimiques des feuilles lignifiées, riches en composés chimiques secondaires et pauvres en nutriments les rendant plus récalcitrantes à la consommation (Biasi et al., 2019 ; Kiffer et al., 2018 ; Ligeiro et al., 2010 ; Li & Dudgeon, 2009). Certains cours d'eau tropicaux dépourvus d'insectes déchiqueteurs hébergent des taxons équivalents qui assurent la décomposition de la litière (Rosemond et al., 2001). Dans d'autres cours d'eau tropicaux, les profils de distribution des FFGs s'accordent partiellement (Argentine : Miserendino, 2004) ou totalement (Porto-Rico : Greathouse & Pringle, 2006) aux prédictions du RCC. Certains cours d'eau tropicaux peuvent aussi fonctionner de manière similaire aux cours d'eau tempérés avec une abondance d'insectes déchiqueteurs similaires mais des différences dans leur distribution longitudinale (Cheshire et al., 2005 ; Camacho et al., 2009 ; Yule et al., 2009). Ces dernières études suggèrent la nécessité d'une adaptation du RCC aux milieux tropicaux en prenant en compte l'effet de l'altitude et des paramètres environnementaux tels que la température de l'eau, le taux d'apport de la litière de feuilles, la décomposabilité des feuilles, d'une part, et la production de périphyton, d'autre part (Camacho et al., 2009 ; Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007). Les études comparatives des résultats du RCC entre les cours d'eau tempérés et tropicaux se concentrent sur la différence d'abondance ou de diversité de broyeurs ("shredders") alors que, si

l'ensoleillement et la température quasi-constante sur toute l'année facilitent une plus grande production autochtone (périphyton et biofilm) dans les cours d'eau tropicaux qui favorise une plus grande abondance et diversité de brouteurs ("grazers") et de racleurs de substrats ("scrapers"), les très fortes précipitations tropicales sont susceptibles d'induire un entraînement de la litière riveraine dans le cours d'eau sans avoir été prédigérés par les microorganismes du sol (Stout, 1980), ce qui explique le manque d'appétence de cette litière pour les déchiquteurs. De plus, les contraintes hydrauliques induites par le plus fort écoulement de l'eau sont de nature à remobiliser les substrats, limitant ainsi la production de périphyton et par conséquent la présence de racleurs de substrats ("scrapers").

Les groupes fonctionnels trophiques utilisés comme réponses biologiques ajustées aux conditions écologiques fluviales dans le RCC ont été mis en place sur la base de l'examen du particules alimentaires ingérées par les organismes (contenus intestinaux) et de mode de prise de nourriture (morphologie de leurs pièces buccales) (Cummins, 1964, 1973 ; Cummins et Klug, 1979) : a) les broyeurs (Déchiquteurs) consomment de la litière végétale riveraine ou des plantes vasculaires aquatiques ; b) les collecteurs consomment de la matière organique particulaire fine (FPOM) transportées dans la colonne d'eau (collecteurs-filtreurs) ou déposées sur le fond (collecteurs-rassembleurs) ; c) les brouteurs consomment du périphyton ; d) les racleurs de substrats consomment du biofilm et e) les prédateurs capturent des proies vivantes (Merritt et al., 2008 ; Cummins, 2016). Il a été montré cependant que les larves d'insectes peuvent se montrer opportunistes (Covich, 1988). Par exemple, dans une étude de Anderson & Cummins, (1979), les individus de deux populations (2 cours d'eau différents) de la même espèce, *Glossosoma nigrior* (Trichoptera : Glossosomatidae), présentent le même comportement alimentaire (racleur du substrat) mais avaient des contenus intestinaux nettement distincts. Dans le cours d'eau à faible canopée, les algues vertes étaient le principal élément du contenu intestinal des cinq stades larvaires étudiés alors que dans l'autre cours d'eau, avec une canopée fermée, le substrat était dominé par des détritiques organiques majoritairement consommé par les cinq stades larvaires. A travers les travaux sur les adaptations morphologiques des Odonates (Wildermuth & Martens, 2014), des Hétéroptères (Savage, 1989 ; Andersen & Weir, 2004), des Coléoptères (Klausnitzer, 1996), des Ephéméroptères, Plécoptères et Trichoptères (Wallace & Merritt, 1980 ; Merritt & Wallace, 1981 ; McShaffrey & McCafferty, 1988, 1990 ; Polegatto & Froehlich, 2001), on a un panel assez complet des habitudes alimentaires de ces groupes.

A ce jour, les études sur la caractérisation trophique des cours d'eau tropicaux ont assigné les taxons aux groupes fonctionnels trophiques des taxons équivalents des milieux tempérés postulant

que l'approche fonctionnelle est indépendante des contraintes taxonomiques régionales et que les taxons tropicaux seraient semblables aux taxons-frères des zones tempérées. Cependant, certains auteurs ont montré la flexibilité des taxons tropicaux dans l'obtention de ressources alimentaires leur conférant un caractère plus généraliste que leurs taxons-frères des milieux tempérés (Covich, 1988). Les rares études en rivières tropicales qui ont identifié et quantifier les éléments du contenu intestinal des organismes pour les assigner aux FFGs ont trouvé une grande abondance et une grande diversité d'insectes broyeurs (Chará-Serna et al., 2012 ; Chará-Serna et al., 2010 ; Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007) mais avec une différence dans la distribution longitudinale entre rivières (Camacho et al., 2009).

Classer les macroinvertébrés dans des groupes fonctionnels trophiques est un moyen efficace de renseigner sur le fonctionnement et la structure trophique des communautés fluviales. Compte-tenu (1) de la faible connaissance taxonomique en matière de biodiversité, (2) de la divergence dans les résultats en milieu tropical et (3) des recommandations des concepteurs de l'approche fonctionnelle trophique pour un assignement des organismes aux groupes fonctionnels trophiques, il est nécessaire de combiner les analyses de la morphologie des pièces buccales et celles du contenu intestinal des individus pour avoir des résultats plus fiables dans la caractérisation trophique des cours d'eau insulaires tropicaux (Merritt et al., 2008 ; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014).

## ***Approche basée sur les traits biologiques non trophiques***

Sur la base des principes énoncés dans le River Habitat Templet (RHT : Townsend & Hildrew, 1994), l'habitat fournit un cadre sur lequel se forment les traits caractéristiques des espèces. Les facteurs abiotiques façonnés par les perturbations sont supposés être les éléments majeurs qui agissent comme des filtres en éliminant progressivement les taxons qui ne présentent pas les profils biologiques compatibles pour déterminer la composition des communautés (Townsend et al., 1997). Pour y faire face, les organismes développent des capacités de résistance et de résilience. Les traits biologiques se définissent comme l'ensemble des caractéristiques mesurables qui décrivent la morphologie, la physiologie, et le comportement des individus d'une espèce sous-tendant ses préférences écologiques (Vieira et al., 2006 ; Cadotte et al., 2011). Ils sont le reflet de l'adaptation des espèces à leur habitat et sont supposés permettre de donner une pertinence aux mécanismes structurants les communautés (Schmidt-Kloiber et al., 2006 ; Tachet et al., 2000 ; Statzner & Bêche, 2010). L'approche basée sur les traits ajoute les traits susceptibles

d'influencer les performances d'un individu en termes de résistance et de résilience aux perturbations (la taille maximale du corps, le mode de respiration, la relation avec le substrat, le mode de dispersion, etc.) à des traits purement fonctionnels, i.e., susceptibles de refléter le fonctionnement des écosystèmes (traits trophiques : alimentation et habitudes alimentaires) (Statzner et al., 2001; Snook & Milner, 2002 ; Bremner et al., 2003 ; Lamouroux et al., 2004).

## ***Objectifs et structure de la thèse***

Les connaissances sur la biodiversité des cours d'eau insulaires caribéens sont parcellaires et l'évaluation de leur fonctionnement est inconnue alors que la situation tropicale et l'insularité augmentent la vulnérabilité des hydrosystèmes de ces îles face au changement climatique. Cette thèse s'inscrit ainsi dans cette perspective de production de connaissance sur la structure et le fonctionnement des communautés des cours d'eau insulaires tropicaux pour mieux orienter les politiques de gestion et de conservation de ces milieux.

L'objectif principal de la thèse a consisté à évaluer les effets des variables climatiques, environnementales, géographiques, géologiques et topographiques sur la distribution et l'assemblage des organismes à travers les îles des Caraïbes et sur le fonctionnement de ces petits cours d'eau. Il s'agit de développer des travaux portant sur :

- (1) l'évaluation des connaissances taxonomiques de la faune de macroinvertébrés benthiques des îles caribéennes et l'étude de l'influence de la topographie, de l'histoire géologique, de la diversité climatique des îles (facteurs extrinsèques) et de la dispersion des organismes (facteur intrinsèque) sur la structuration des communautés de macroinvertébrés benthiques ;
- (2) l'évaluation des connaissances taxonomiques de la faune de macroinvertébrés benthiques d'Haïti et de la RBH via une revue de la bibliographie ;
- (3) l'analyse des réponses taxonomiques et fonctionnelles des communautés de macroinvertébrés benthiques aux variations des conditions environnementales locales en fonction de l'exposition aux fortes précipitations ;
- (4) la détermination du régime alimentaire de larves d'insectes et la comparaison des données de terrain à l'assignation usuelle aux groupes fonctionnels trophiques de la littérature.

La principale question à laquelle nous chercherons à répondre est : "Quel est le déterminisme de la distribution des organismes et de la composition des communautés en macroinvertébrés benthiques

des milieux insulaires” en prenant l’exemple des Caraïbes. Après avoir exposé la méthodologie générale (chapitre 1), la thèse est articulée en deux grands axes :

- Le premier axe qui constitue le chapitre 2 de cette thèse porte sur la biogéographie des insectes aquatiques des Caraïbes qui jusqu’à ce jour ont reçu très peu d’attention. Dans ce chapitre, nous testons les principes de base de la théorie de la biogéographie insulaire, l’effet des variables topographique, géologique et climatique sur l’entomofaune aquatique des Caraïbes et l’effet dit “des petites îles” ;

- Le deuxième axe porte sur l’analyse de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés benthiques en Haïti en prenant l’exemple des rivières la Réserve Biosphère de la Hotte (RBH). Cette réserve, déclarée Réserve Biosphère par l’Organisation des Nations Unies pour l’Education, la Science et la Culture (UNESCO) en 2016 est un centre d’intérêt du point écologique du fait de la richesse biologique et du niveau d’endémisme des groupes taxonomiques étudiés. Les quelques études qui ont été menées jusqu’ici dressent des inventaires de la biodiversité mais aucune véritable étude écologique n’a encore été menée. Sa faune invertébrée aquatique est négligée alors qu’elle détient un réseau hydrographique important. Cet axe sera décliné en 3 chapitres :

- Le chapitre 3 dresse un bilan des connaissances actuelles en matière de biodiversité et d’endémisme des macroinvertébrés aquatiques de l’île d’Hispaniola et d’Haïti et évalue la contribution de la RBH, connue comme un important hotspot de biodiversité des Caraïbes ;
- Le chapitre 4 examine les réponses taxonomiques et fonctionnelles des communautés de macroinvertébrés de quatre cours d’eau de la RBH sous l’influence des différences de précipitations et de conditions environnementales résultantes à l’échelle locale ;
- Le chapitre 5 propose une étude préliminaire du régime trophique des larves d’insectes des rivières de la RBH en prenant en compte à la fois les catégories d’items ingérés et la dimension des pièces buccales.

La thèse s’achève par une synthèse de connaissances sur l’influence des variables régionales et locales sur la structure et le fonctionnement des cours d’eau tropicaux des Caraïbes et par des perspectives pour les cours d’eau de la RBH.

# *Chapitre 1*

## *Matériels et Méthodes*





Cette partie présente la méthodologie générale appliquée dans les quatre chapitres. Elle décrit en premier lieu la zone d'étude, la géographie de l'archipel des Caraïbes et plus spécifiquement d'Haïti, son histoire géologique et les caractéristiques climatiques. Ensuite, elle justifie le choix des sites étudiés à l'échelle locale, les méthodes de collecte des données faunistiques, climatiques, environnementales, géographiques, hydrauliques et topographiques locales. Puis sont abordées les différentes activités de laboratoire à savoir : (1) le tri, le dénombrement, et l'identification taxonomique des organismes collectés, (2) la dissection d'organismes sélectionnés pour l'examen et la quantification des contenus intestinaux, les prises de vue et les mesures des pièces buccales, et (3) l'extraction d'ADN, le séquençage et de la construction d'arbres phylogénétiques pour les taxons à identification morphologique incertaine. Enfin, le processus de construction de la base de traits biologiques est explicité et les analyses statistiques utilisées dans les différents chapitres sont exposées.

## ***1. Description de la zone d'étude***

### ***1.1. Aspect géographique***

#### ***1.1.1. Les Caraïbes***

Les Caraïbes sont un archipel qui s'étend entre l'Amérique du Nord (Presqu'île de la Floride) et l'Amérique du Sud (côte Nord-Est du Venezuela) (10-27°N ; 85-60°W) (Robart, 1984). Compte-tenu de leur conformation en arc, les îles Caraïbes jouxtent aussi l'Amérique Centrale. Les Caraïbes comportent environ 7000 îles, îlots, cayes (îles basses, rochers et bancs formés de vase, de corail et de madrépores (Le littré, 1980) et récifs de dimensions variables et s'étend sur une superficie totale de 234 000 km<sup>2</sup> (Ridvan, 2007). L'ensemble comprend trois grandes entités : (a) Les grandes Antilles (Cuba, Hispaniola, Jamaïque, Porto Rico), situées au Nord des Caraïbes, qui représentent 90% de la superficie totale ; (b) les petites Antilles qui s'étendent des îles vierges à Trinidad plus les trois îles néerlandaises (Aruba, Bonaire et Curaçao) ; (c) La troisième entité inclut les Bahamas, les îles Turques et Caïques, les îles Caïman (Cruse, 2014) (Fig. 3). Les îles caribéennes jouissent d'une variété de paysages avec des îles de taille comprise entre 13 km<sup>2</sup> (Saba la plus petite) et 110 000 km<sup>2</sup> (Cuba, la plus grande) et des gradients d'altitude allant de 20 m (Caïman, la plus basse) à 3 087 m (Hispaniola, la plus élevée). Le terme d'îles est très générique car par exemple l'île de Cuba est en fait constituée de l'île principale mais aussi de 4 190 autres îlots et cayes. De même les Bahamas comprennent environ 700 îlots.

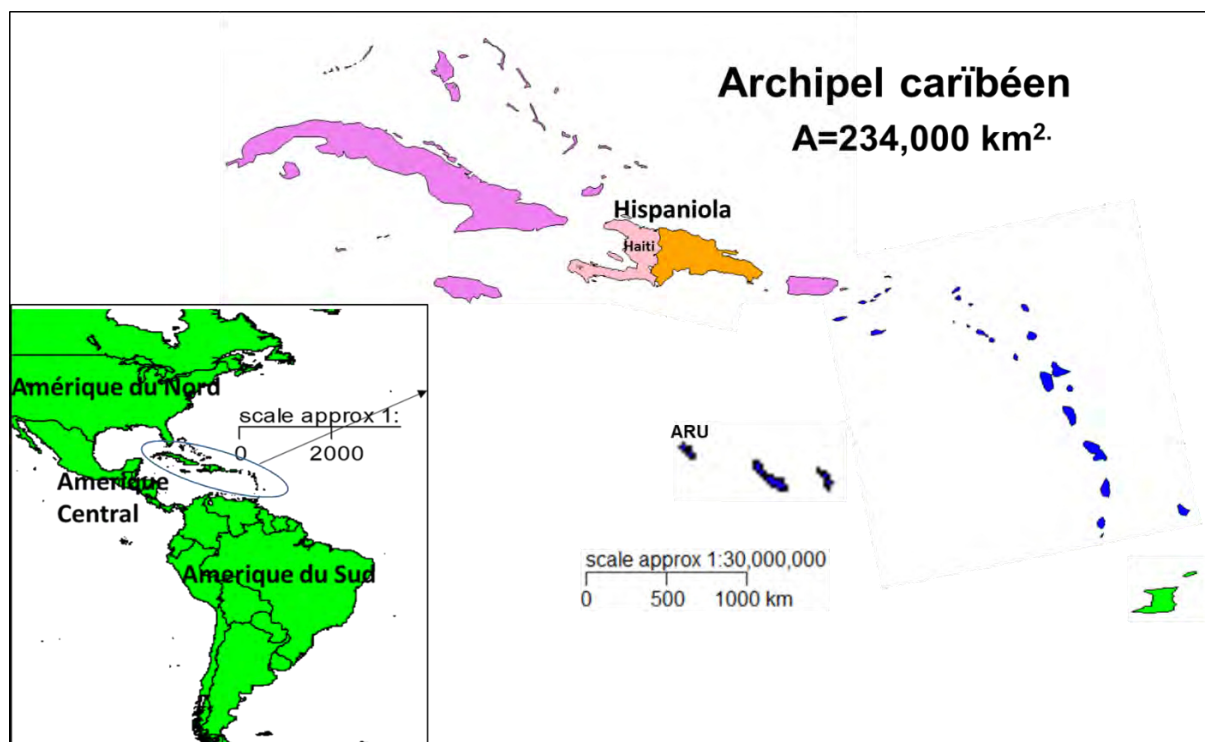


Figure 3. Situation géographique de l'archipel caribéen dans l'océan atlantique par rapport aux continents américains et identification des différentes îles qui composent l'archipel. La couleur rose désigne les grandes Antilles à l'exception des Bahamas, des îles Turques et Caïques, et des îles Caïmans. Les petites Antilles sont en bleu auxquelles s'ajoutent Trinidad et Tobago, en vert. Hispaniola est séparé par Haïti en corail et la République Dominicaine en orange.

### 1.1.2. Haïti

Haïti occupe la partie occidentale de l'île Hispaniola (18.03° et 20.1°N ; -71.68° et 74.48°O). Elle occupe le tiers de superficie, soit 27 750 km<sup>2</sup>. Hispaniola est la deuxième île en termes de superficie 76 192 km<sup>2</sup> après Cuba et la plus élevée des Caraïbes (3 087 m d'altitude). Le pays est bordé au nord par l'océan Atlantique, au sud et à l'ouest par la mer des Caraïbes et à l'est par la République Dominicaine. Le relief d'Haïti est très accidenté avec 5 massifs montagneux étroits, couvrant 75% de la superficie du pays. Dans cet ensemble montagneux, on peut distinguer deux grandes unités :

(1) les chaînes méridionales qui constituent la presqu'île du Sud et sa prolongation orientale. Elles portent le nom de massif de la Hotte dans leur partie occidentale et de massif de la Selle, dans leur partie orientale. Ce sont des montagnes élevées et les plus hautes de tout le pays, avec 2 680 m. au pic La Selle, et 2 347 m. au pic Macaya, en plein cœur du massif de la Hotte (Fig. 4). Ces deux massifs ont une direction générale Ouest-Est, qui tend à s'infléchir légèrement vers le Sud-Est.

(2) Les chaînes centrales et septentrionales, séparées des deux précédentes par la plaine du Cul-de-Sac moins élevées présentent une orientation générale Ouest-Nord-Ouest à Nord-Ouest-

Sud-Est. Elles sont divisées en un certain nombre de massifs qui, le plus souvent, sont difficiles à séparer les uns des autres (Fig. 4 ; Butterlin, 1960).

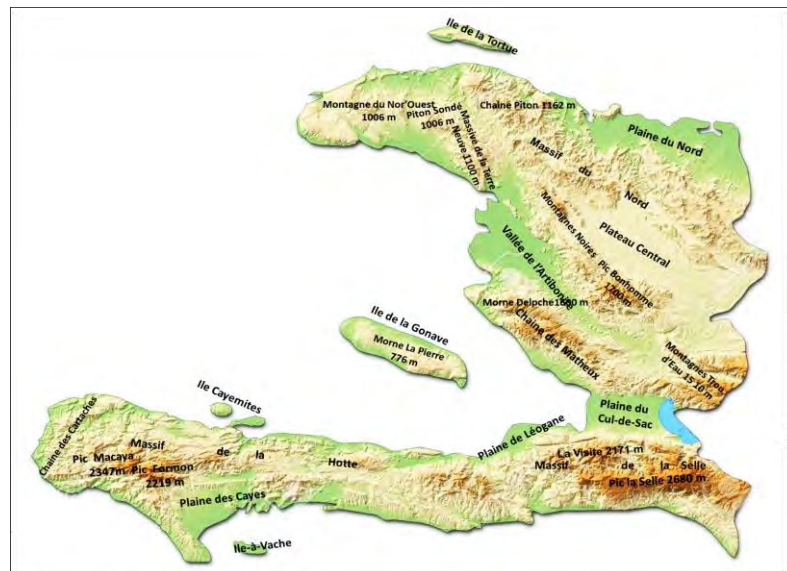


Figure 4. Carte topographique d'Haïti avec ses principales chaînes de montagnes (<https://www.alamyimages.fr/>)

## 1.2. Histoire géologique

### 1.2.1. Les Caraïbes

Les Caraïbes sont une région géologiquement complexe. Les îles ont émergé à des périodes géologiques distinctes et sont issues d'activités volcaniques (la majorité), d'un prisme d'accrétion (la Barbade), d'un soulèvement de banc sédimentaire (les Bahamas et les îles Turques et Caïques) ou de la cassure du continent sud-américain (Trinidad et de Tobago) (Graham, 2003). Les grandes Antilles sont les plus anciennes (125-80 mA) avec une histoire très complexe puisqu'elles ont été connectées entre elles et avec l'Amérique du Sud, à l'exception de la Jamaïque, pendant la moitié du Cénozoïque (Eocène-Oligocène, 33-35 mA) via un pont terrestre, le GAARlandia (Greater Antilles Aves Ridge) (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999) et sont restées émergées au cours des 40 derniers millions d'années. Les petites Antilles sont plus jeunes par rapport aux grandes Antilles (33.3-1.6 mA) mais elles ont émergé à des diverses périodes : les îles volcaniques anciennes à dominance calcaire (*Limestone Caribees*) ont émergé entre la fin de l'Oligocène au Néogène et les îles volcaniques récentes à dominante volcanique ont émergé entre le début du Miocène et la fin du Pliocène. Ces dernières sont situées au Sud de la Martinique. Certains auteurs les considèrent comme des îles en cours d'émergence en raison des activités volcaniques en cours. La Barbade, les Bahamas et les îles Turques et Caïques, sont les îles plus jeunes (50-0.12 mA) (Graham, 2003).

### 1.2.2. Haïti

Du point de vue géologique, Haïti présente une grande variété de roches sédimentaires à prédominance calcaire ( $\frac{2}{3}$  du territoire) et éruptives dont les plus anciennes datent de la fin du Jurassique (Woodring et al., 1924 ; Butterlin, 1960).

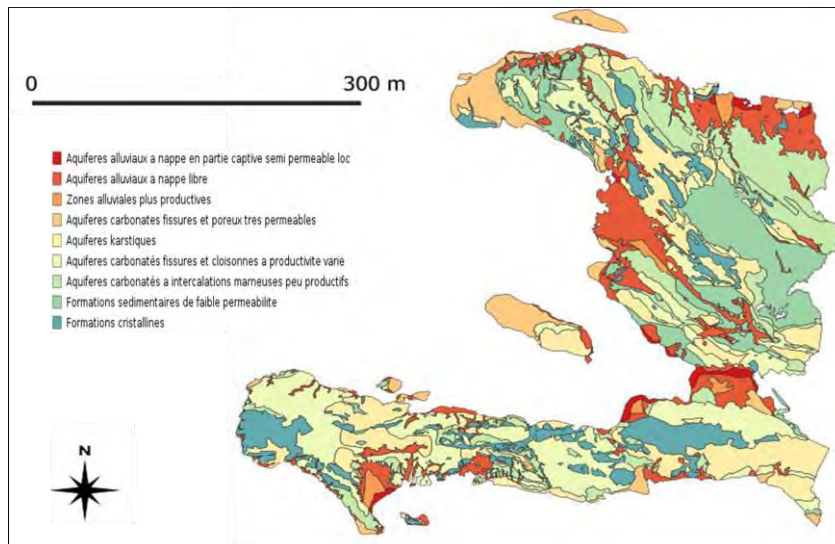


Figure 5. Carte géologique d'Haïti (<https://haitidata.org>).

Les terrains récents de type alluvial occupent les principales plaines (plaine du Cul de Sac, de Léogane, de l'Arcahaie, de l'Artibonite, des Cayes, d'Aquin et du Plateau Central). Aux abords des chaînes de montagnes, ces alluvions s'organisent en cônes d'épandage fluvial qui témoignent de l'érosion active de ces montagnes. L'orogénèse s'est cependant accompagnée de montées magmatiques et les roches les plus anciennes se manifestent dans les massifs sous formes métamorphisées. Le massif de la Hotte est dominé dans sa partie Nord par du calcaire cristallin datant de l'Eocène-Paléocène et du calcaire madréporique (Miocène) et récifal (Pléistocène) dans la zone littorale. La partie sud-ouest est formée de basaltes-tufs du Tertiaire. L'extrémité sud est constituée d'un mélange de calcaires cristallins de l'Eocène-Paléocène et du Crétacé, de basaltes et d'alluvions (Fig. 5 ; Robart, 1984).

## 1.3. Climat

### 1.3.1. Les Caraïbes

Les îles caribéennes bénéficient d'un climat tropical humide qui varie localement en fonction de l'altitude, de la taille de l'île et des courants océaniques. La température moyenne est de 25°C et varie en fonction des reliefs entre 15 et 35°C. Les Caraïbes sont exposées à la circulation des masses d'air océanique de la zone de convergence intertropicale (ZCIT) qui provoquent de fortes

variations pluviométriques (500 et 12 000 mm/an). Ces variations de précipitations sont dues aussi à la topographie insulaire et la position des îles par rapport aux alizés (Chaperon et al., 1983). Les îles plates reçoivent moins de précipitations et les précipitations sont un peu plus prévisibles alors que les îles d'altitude élevée reçoivent d'importantes précipitations de manière moins prévisible (Profile, 2019). Ces variations entraînent une hétérogénéité climatique entre les îles et au sein d'une même île. En parallèle, la température peut varier entre 15°C dans les zones les plus élevées et 35°C dans les zones de plaine (<https://www.meteo.cw/>; <http://en.climate-data.org>).

### ***1.3.2. Haïti***

Haïti est comprise entièrement dans la zone tropicale et son climat présente les caractéristiques générales modifiées par deux facteurs spécifiques : le grand développement de ses côtes et ses reliefs accentués. De ce fait, Haïti est marquée par une pluviométrie contrastée (moins de 400 mm dans les zones de plaine et plus de 4 000 mm de pluie dans les hautes altitudes au cours d'une même saison). Cette variation dans les régimes de précipitations diffère totalement du reste des Caraïbes et même de la partie orientale de l'île d'Hispaniola occupée par la République dominicaine (Pagney 1966) (Fig. 6). Ces différences s'expliquent par l'orientation des chaînes de montagnes, pratiquement perpendiculaires à la direction des alizés qui entraîne un compartimentage. Les pentes orientées au vent sont beaucoup plus arrosées que celles situées sous le vent. Haïti se trouve également en pleine trajectoire des cyclones qui se forment et se déplacent dans le bassin des Caraïbes avec une direction dominante est-ouest. Mais, en raison de l'altitude élevée des zones centrales de l'île et du faible écartement entre les chaînes, seules les deux extrémités (presqu'îles du nord-ouest et du sud d'Haïti) sont soumises à l'action directe des cyclones. Le compartimentage et la combinaison de l'action des deux facteurs précédemment cités entraînent une diversité de microclimats allant du climat humide au climat aride (Fig. 6 ; Butterlin, 1960 ; Ans, 1987).



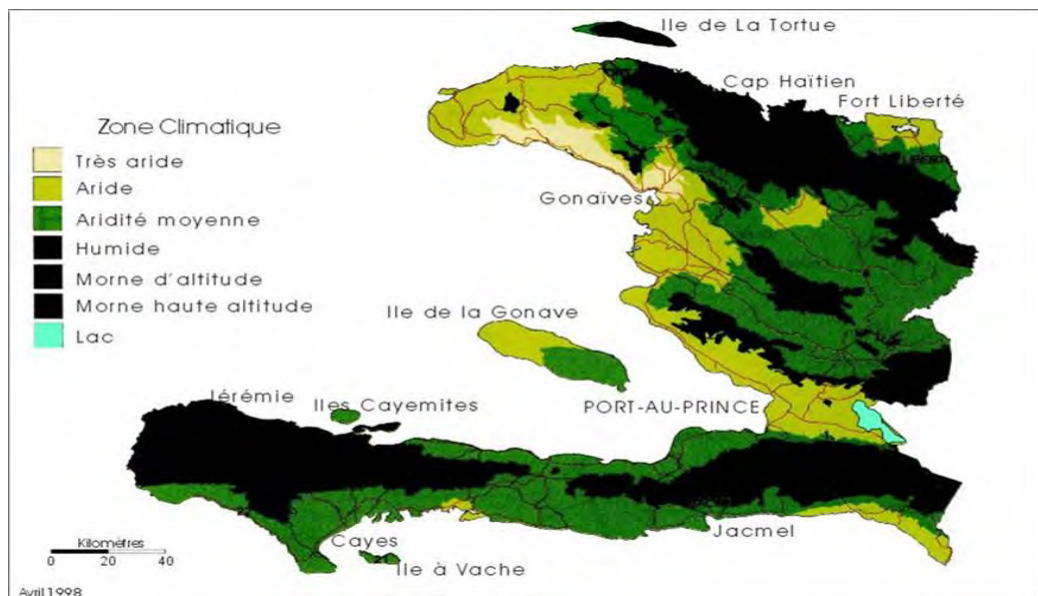


Figure 6. Carte climatique d'Haïti. (d'après le Ministère de l'Environnement d'Haïti, 1998).

## 2. Choix des sites d'étude

### 2.1. Approche biogéographique

L'approche biogéographique concerne toutes les îles des Caraïbes. Étant donnée leur fragmentation en îlots secondaires, nous les avons regroupées en unités géographiques selon leur proximité géographique et la disponibilité des informations biologiques. Par exemple, nous avons considéré Cuba et ses 4 194 îles et îlots satellites comme formant une seule unité géographique. De même, les Bahamas qui comprennent 700 îles secondaires étaient considérées comme une seule unité géographique. Certaines îles jumelles telles que Saint-Kitts-et-Nevis, Saint-Vincent-et-les-Grenadines et Antigua-et-Barbuda ont été considérées ensemble alors que d'autres comme Trinidad et Tobago ont été étudiées séparément. Finalement, nous avons retenu 26 unités géographiques (en omettant Anguilla et les îles Turques et Caïques par manque d'informations).

Les types de climat, les températures de l'air et les précipitations maximum, minimum), la période d'émergence et l'altitude maximale et la superficie des îles ont été documentées à partir de la littérature. Par ailleurs, les distances des îles par rapport aux continents (variables géographiques) ont été mesurées à l'aide de Google Earth. Pour quantifier la distance au continent de chaque île, la plus petite distance de l'île aux trois continents a été considérée.

Nous avons procédé à un inventaire des espèces d'insectes présentes sur chaque unité géographique sur la base de travaux de recherche, notamment des thèses de doctorat et des articles scientifiques, des comptes rendus et des rapports nationaux de la Convention des Nations Unies sur la diversité biologique en utilisant le terme *Caribbean aquatic insects* comme mots-clés. Parmi les

macroinvertébrés aquatiques, nous avons choisi la classe des insectes en raison de sa grande richesse spécifique et sa représentativité en milieu aquatique. Plusieurs bases de données en ligne (<https://www.odonatacentral.org> ; <https://sites.google.com/site/distributionaldatabase>) ou sites Web (<https://www.gbif.org> ; <https://www.dutchcaribbeanspecies.org>) ont également été considérés pour compléter notre jeu de données. Dix ordres d'insectes aquatiques ont été répertoriés : Coléoptères, Diptères, Éphéméroptères, Hémiptères, Hyménoptères, Lépidoptères, Mégaloptères, Odonates, Plécoptères et Trichoptères. En raison d'informations insuffisantes pour tous les groupes dans toutes les unités géographiques, nous n'avons retenu que les quatre groupes les mieux documentés, à savoir les Odonates, les Coléoptères, les Trichoptères et les Ephéméroptères (OCTE) et qui avaient l'avantage de couvrir des capacités de dispersion et des exigences écologiques variées (Bonada et al., 2012). La validité du nom de chaque espèce a été vérifiée à l'aide du Système d'Information Taxonomique Intégré (ITIS) pour éviter les synonymes, et nous avons vérifié que chaque espèce vivait dans des habitats aquatiques à l'aide de deux sites Web (<https://www.catalogueoflife.org> ; <https://www.dutchcaribbeanspecies.org>).

## ***2.2. Approche taxonomique et fonctionnelle***

L'approche taxonomique a consisté en une évaluation et une analyse comparative des connaissances taxonomiques de la faune invertébrée aquatique d'Haïti et de celles de la République dominicaine à partir d'une revue de la littérature, d'une part, et en un échantillonnage des communautés de macroinvertébrés benthiques dans 4 rivières de la Réserve Biosphère de la Hotte (RBH), d'autre part. L'approche fonctionnelle a concerné seulement les échantillonnages réalisés dans la RBH. La RBH a été sélectionnée en raison de sa richesse biologique, son niveau d'endémisme, son importance en cours d'eau mais aussi en raison de sa position à l'extrémité de la côte Sud ou la partie Sud est connue pour être plus exposée aux cyclones tropicaux et la partie Nord moins exposée (Butterlin, 1960).





Figure 7. Photographies des stations amont des 4 rivières montrant les potentielles différences d'écoulement en lien avec les différences climatiques entre rivières. ACU-S0 et ROS-S1 d'exposition aux perturbations climatiques opposées sont bien alimentées, PAP-S1 en zone moins exposée est tarie. Vol-S3 en zone exposée est bien alimentée.

Quatre rivières sur les huit (4/8) provenant du Parc Naturel National Macaya (PNNM), point central de la Réserve, dont deux du côté Sud : Acul (ACU) et Port-à-Piment (PAP) et deux du côté Nord : Roseau (ROS) et Voldrogue (VOL) ont été sélectionnées. Ce choix a été dicté par la littérature (Ans, 1987) qui décrit le côté Sud et le côté Nord comme deux zones climatiques différentes (aridité moyenne et humide respectivement ; Cf. Fig. 6). Les observations de terrain ont contredit la cartographie de la Fig. 6. Par exemple, la rivière ACU considérée comme s'écoulant dans une zone d'aridité moyenne s'est avérée lors de la première campagne bien alimentée et plus proche des rivières de la zone humide (Fig. 7). Ce constat nous a poussé à nous renseigner davantage sur les caractéristiques climatiques de la région (voir paragraphe ci-après).

Deux campagnes d'échantillonnage (février 2019 et janvier 2020) ont été réalisées durant la saison de plus faible débit afin d'éviter l'effet immédiat des perturbations hydrologiques. Chaque rivière a fait l'objet d'un design d'échantillonnage quatre stations selon un gradient d'altitude (S1, S2, S3 et S4). En raison d'un accès difficile et de manifestations anti-gouvernementales violentes en février 2019, seulement deux (S3 et S4) et trois (S1 S3 et S4) stations ont pu être échantillonnées sur Voldrogue (VOL) et Roseau (ROS) lors de la première campagne.

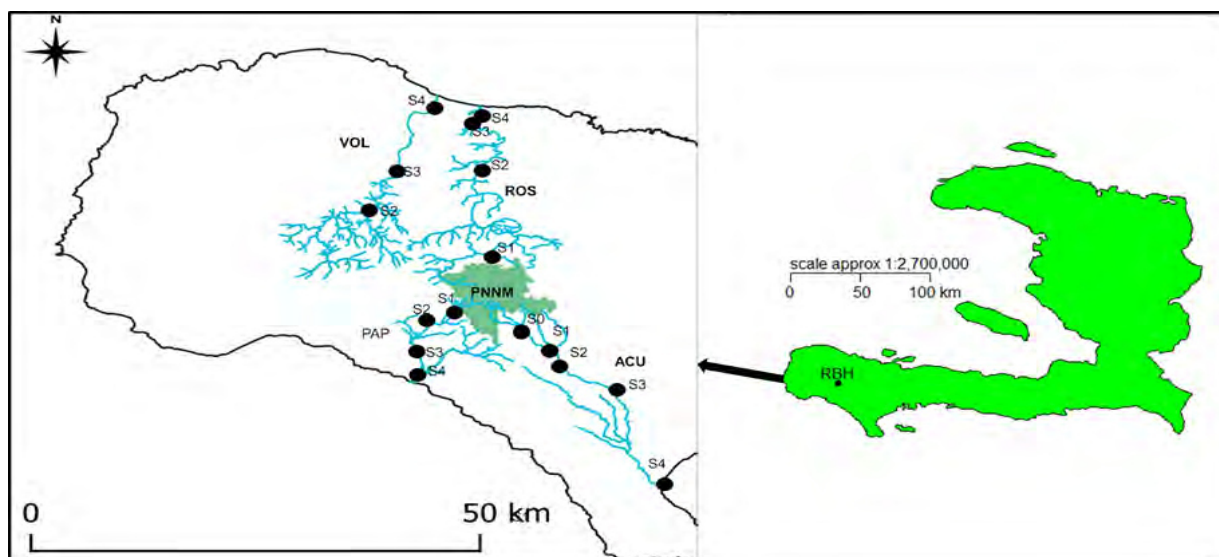


Figure 8. Localisation des stations d'échantillonnage sur les 4 rivières étudiées dans la RBH.

Lors de la deuxième campagne, nous avons réussi à échantillonner trois stations (S2, S3 et S4) sur Voldroge. En vue d'avoir un même gradient d'altitude, un complément stationnel a été réalisé sur l'Acul (S0, station en amont) lors de la deuxième campagne. Enfin, sur l'Acul la station S3 n'a pu être échantillonnée lors de la deuxième campagne pour cause d'assèchement (détournement du cours pour irrigation des champs). Au total, 13 stations ont été échantillonnées à la première campagne et 15 stations à la deuxième campagne (Fig. 8).

### 3. Choix des variables environnementales

#### 3.1. Climat

Les données de précipitations sur la période de 2006 à 2016 ont été collectées à partir de la plateforme CHIRPS (Climate Hazards Group InfraRed Precipitation with Station data) et les données de températures proviennent de la plateforme CHIRTS (Climate Hazards Group InfraRed Temperature with Station data) recueillies à une résolution spatiale de  $0.05^\circ$  ( $\sim 5$  km) et disponible sur le site web <https://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.UCSB/.CHIRPS/.v2p0/>. CHIRPS et CHIRTS mélangent des observations de satellites géostationnaires infrarouges avec des observations de stations *in situ* pour produire des grilles périodiques de précipitation et de température.

La base de données consiste en des enregistrements mensuels (sur la période 2006-2016) sur 13 stations météorologiques situées à moins de 3 km de chacune de nos stations d'échantillonnage à l'exception de ces 3 couples de stations : S1 et S2 puis S3 et S4 de PAP et S3 et S4 de ROS qui ont chacune la même station météorologique de référence.

Tableau 1. Récapitulatif des métriques de précipitation et de température pour chaque site d'échantillonnage.

| Station | Température (°C) |            |       | Précipitation (cm) |            |       |
|---------|------------------|------------|-------|--------------------|------------|-------|
|         | Moyenne          | Ecart-Type | CV    | Moyenne            | Ecart-Type | CV    |
| ACU_S0  | 25.15            | 1.109      | 0.044 | 155.344            | 39.715     | 0.256 |
| ACU_S1  | 25.654           | 1.103      | 0.043 | 129.021            | 32.379     | 0.251 |
| ACU_S2  | 27.558           | 1.001      | 0.036 | 129.021            | 32.379     | 0.251 |
| ACU_S3  | 28.529           | 0.963      | 0.034 | 124.101            | 30.485     | 0.246 |
| ACU_S4  | 29.353           | 0.914      | 0.031 | 142.348            | 35.388     | 0.249 |
| PAP_S1  | 25.185           | 1.089      | 0.043 | 107.584            | 28.223     | 0.262 |
| PAP_S2  | 25.185           | 1.089      | 0.043 | 102.94             | 27.436     | 0.267 |
| PAP_S3  | 28.638           | 0.922      | 0.032 | 96.931             | 31.425     | 0.324 |
| PAP_S4  | 28.638           | 0.922      | 0.032 | 96.931             | 31.425     | 0.324 |
| ROS_S1  | 23.806           | 1.228      | 0.052 | 175.068            | 46.73      | 0.267 |
| ROS_S2  | 28.323           | 0.975      | 0.034 | 159.248            | 40.363     | 0.253 |
| ROS_S3  | 29.883           | 0.901      | 0.03  | 126.013            | 30.884     | 0.245 |
| ROS_S4  | 29.883           | 0.901      | 0.03  | 126.013            | 30.884     | 0.245 |
| VOL_S2  | 26.044           | 1.101      | 0.042 | 211.799            | 55.722     | 0.263 |
| VOL_S3  | 28.326           | 0.978      | 0.035 | 147.888            | 37.493     | 0.254 |
| VOL_S4  | 31.415           | 0.853      | 0.027 | 76.303             | 18.943     | 0.248 |

Ces données ont été utilisées dans le chapitre 4 pour confirmer les différences climatiques entre les rivières notamment PAP qui, sur la base d'observation de terrain, s'écoulait dans un environnement plus sec par rapport aux autres (Tab. 1 ; cf : Fig.7).

### 3.2. Variables physiques et chimiques

La largeur moyenne (m) de chaque station a été mesurée à l'aide d'un ruban métrique. Les paramètres physico-chimiques suivants ont été mesurés en 12 points (correspondant aux échantillons de faune) à l'aide d'une sonde multiparamétrique (HQ40D) :

- Température de l'eau,
- Oxygène dissous ( $\text{mg.L}^{-1}$ ),
- Saturation en oxygène (%),
- pH
- Conductivité ( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ )

- De plus, en chacun des 12 points, une mesure de la profondeur (m) de l'eau a été effectuée à l'aide d'une règle graduée. La vitesse superficielle du courant a été enregistrée en utilisant les classes suivantes :
- nulle ( $0-5 \text{ cm.s}^{-1}$ ),
- lente ( $5-25 \text{ cm.s}^{-1}$ ),
- moyenne ( $25-50 \text{ cm.s}^{-1}$ ),
- rapide ( $50-75 \text{ cm.s}^{-1}$ )
- très rapide ( $>75 \text{ cm.s}^{-1}$ ).

Enfin, la composition du substrat a été identifiée visuellement en utilisant des catégories de taille et/ou de nature de substrats suivants qui s'inspiraient de la norme AFNOR T90-333 (AFNOR 2016):

- chevelus racinaires libres dans l'eau,
- débris organiques grossiers (litières),
- vase (sédiments organiques fins),
- sable et limon ( $< 2 \text{ mm}$ ) (Fig. 9D),
- granulats grossiers ( $2-25 \text{ mm}$ ) (Fig. 9C),
- sédiments minéraux de grande taille ( $25-250 \text{ mm}$ ) (Fig. 9B),
- blocs facilement déplaçables ( $> 250 \text{ mm}$ ),
- surface uniforme naturelle (Fig. 9A.).

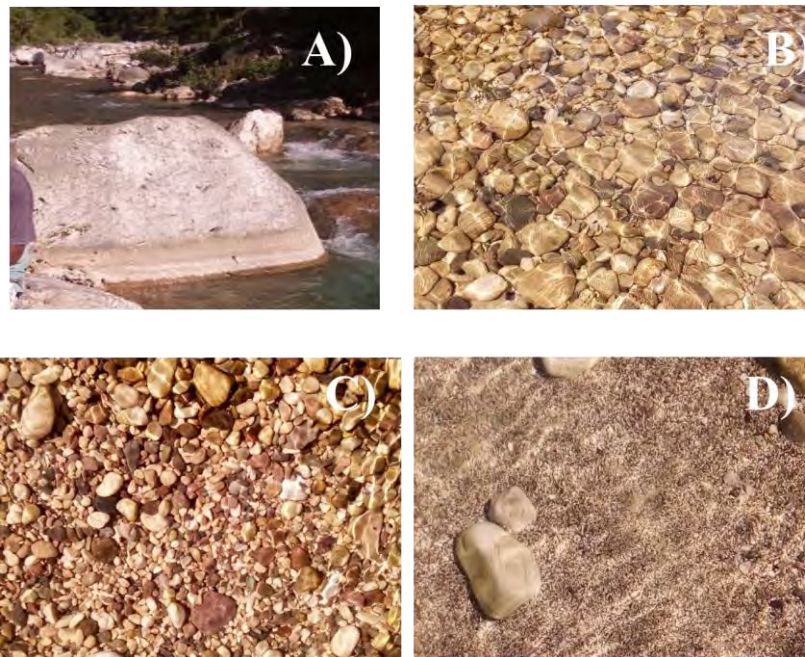


Figure 9. Photographies de quelques classes de substrats dominants échantillonnés avec A) Surface uniforme naturelle, B) Sédiments minéraux de grande taille, C) Granulats grossiers ( $2-25 \text{ mm}$ ), D) Sables ( $< 2 \text{ mm}$ ). On notera la limpidité des eaux indiquant une faible charge en matières en suspension.

## ***4. Macroinvertébrés benthiques***

### ***4.1. Prélèvements, tri et identification***

Chaque échantillon de macroinvertébrés benthiques a été réalisé à l'aide d'un filet Surber de 500µm de mailles et sur une surface unitaire de 0.05 m<sup>2</sup>. Douze échantillons ont été prélevés à chaque station, soit un total de 333 échantillons (156 échantillons à la première et 177 à la deuxième campagne). Les premiers centimètres d'épaisseur des substrats ont été prélevés et les surfaces dures ont été brossées devant l'ouverture du Surber avec un pinceau. Les échantillons de macroinvertébrés ont été conservés dans de l'alcool 95° en vue de leur détermination taxonomique. Au laboratoire, les échantillons ont été triés et les individus ont été identifiés et comptés à l'aide d'un stéréomicroscope (ZSX9, Olympus, Tokyo, Japan) branché à une caméra (SC50 Olympus). En raison du manque de connaissances taxonomiques sur la macrofaune aquatique haïtienne et de l'absence d'ouvrages de détermination pour les Caraïbes, l'identification n'a été poussée que jusqu'à la famille en utilisant des clés d'identification utilisées sur le continent américain (Hamada et al., 2018 ; Merritt et al., 2008). L'atlas des macroinvertébrés benthiques de la Martinique et de la Guadeloupe a également été consulté (Bernadet et al., 2014).

### ***4.2. Barcoding***

A l'issue de la détermination morphologique, certains doutes subsistent pour certaines familles possédant des critères d'identification difficiles à observer (e.g., Xiphocentronidae, Odontoceridae, Libellulidae). Nous avons donc cherché à confirmer nos identifications à l'aide du séquençage ADN de certains spécimens. Puisque les stations amont de toutes les rivières étaient taxonomiquement les plus riches, les échantillons des stations amont ont d'abord été considérés et si une famille était absente à une station amont, les échantillons d'une autre station ont été utilisés. Dans le cas des Hydroptilidae, des Crambidae et des Glossosomatidae qui montraient de grandes différences dans les caractères morphologiques, plusieurs individus ont été séquencés.

#### ***4.2.1. Extraction d'ADN et séquençage***

Pour chaque individu, un à quatre appendices locomoteurs, les cerques, la moitié ou l'animal entier, en fonction de la taille ont été placés dans un microtube PCR de 0.2 mL contenant chacun 150 µl de Chelex (7%) puis conservés à -20°C jusqu'à l'ajout d'un volume de 10µL de protéinase K (15mg/ml) par tube. Ensuite, la digestion des cellules pour extraire les acides nucléiques a été

réalisée en incubant les tubes dans un thermocycleur pendant 1h30 à 56°C puis la désactivation de la protéinase K a été effectuée dans le thermocycleur pendant 15 minutes à 90°C. Après extraction, 2 µL d'ADN de chaque échantillon ont été ajoutés dans 23 µl d'un mélange réactionnel constitué de 17.3µL d'eau double-distillée stérile, de 2.5 µL de "Buffer" standard (10X contenant 30 mM de MgCl<sub>2</sub>), de 0.50 µL de chaque amorce à 10µM, de 0.25 µL de BSA (10mg/ml Biolabs B9001S), de 0.22 µL de dNTPs (20mM) et de 0.22 µL de Taq Polymerase (5U/µl Eurobio GAETAQ00-4G), soit un volume total de 25 µL par tube. Nous avons amplifié l'ADN avec des amorces ciblant le gène de la sous-unité I de la cytochrome oxydase mitochondriale (COI) (COILCO1490. 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3' et COIHCO2198.5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3'). L'ensemble a été placé dans un thermocycleur pour la réaction de polymérisation en chaîne (PCR pour Polymerase Chain Reaction). Le protocole comporte une première étape de dénaturation initiale pendant 3 minutes à 95°C suivie de 40 cycles de 3 étapes : [dénaturation 25 secondes à 95°C, hybridation des amorces 25 secondes à 51°C et élongation 40 secondes à 72°C] suivis d'une dernière étape d'élongation finale 5 min à 72°C. Après amplification, 5 µl de chaque échantillon, colorés au gelRed (Biotium 41003), ont migré par électrophorèse sur gel d'agarose 1.3% dans un tampon TAE (40 mM Tris base 20 mM Acetic acid 1 mM EDTA) pendant 25 minutes à 100V. Le gel est révélé sous UV pour évaluer le succès de la PCR. Le séquençage des amplicons a été réalisé par un service prestataire (BIOFIDAL) et les chromatogrammes reçus ont été visualisés à l'aide de la version 1.4.0 de FinchTV (Geospiza. Inc. Seattle. WA. USA ; <http://www.geospiza.com>).

#### ***4.2.2. Analyse des séquences***

L'étape d'assignation des séquences obtenues a été effectuée sur le site de NCBI (National Center for Biotechnology Information) (NCBI ; <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) en utilisant l'outil BLAST (Basic Local Alignment Search Tool). Les séquences avec une identité ≥ 85% issues des localités avoisinantes (îles caribéennes, Amérique Centrale, sud de l'Amérique du Nord ou du Sud) ont été téléchargées et utilisées comme séquences de référence pour l'alignement réalisé à l'aide du logiciel Seaview (Version 5.0.5 ; Gouy et al., 2010). Les mauvais alignements ont été supprimés manuellement à l'aide de Gblocks (version 0.91 ; Castresana, 2000). Une analyse phylogénétique utilisant l'algorithme du maximum de vraisemblance et 1 000 répliques a été réalisée avec le même logiciel (Annexe 2).



### 4.3. Traits biologiques

En raison de l'absence de données sur les traits biologiques des macroinvertébrés benthiques dans les Caraïbes, nous avons constitué une base de traits biologiques à partir des connaissances de la littérature sur la faune aquatique néotropicale. Cinq traits biologiques distribués en 19 catégories ont été extraits de la base de Tomanova et Usseglio-Polatera (2007) et complétés pour certains taxons sur la base de recherche dans la littérature (Tab. 2 ; Annexe 4). Ces traits décrivent les capacités de résistance et de résilience aux perturbations des taxons et sont relatifs aux adaptations physiologiques (respiration, mode de locomotion) et morphologiques (taille, forme et flexibilité du corps) des taxons aux contraintes hydrauliques. Deux traits fonctionnels décrivent le régime alimentaire des taxons (Tab. 2 ; Annexe 4). Les modalités des traits sont quantifiées à l'aide d'un codage flou (Chevenet et al., 1994). Chaque taxon pour chaque modalité de trait reçoit un score de 0 à 3 (0 : aucune affinité pour la modalité ; 3 : très forte affinité). Ce qui permet d'attribuer aux différentes familles un profil d'affinité pour un trait biologique donné.

### 4.3. Régime alimentaire

A côté de l'assignation du régime trophique des taxons à l'aide de deux traits en 12 catégories (Cf. Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007 ; Tab. 2 ; Annexe 4) décrite ci-avant, le régime trophique a été déterminé directement sur des organismes prélevés dans le milieu. Nous avons identifié et quantifié les éléments du contenu intestinal des organismes puis mesuré les mandibules et le labre de chaque individu (les palpes labiaux et les maxilles étant trop difficiles à disséquer compte-tenu de la taille des organismes). Nous avons également observé la morphologie des extrémités des mandibules. Seuls les individus appartenant à la première campagne ont été disséqués pour limiter les biais liés aux récentes crues ayant précédé la deuxième campagne.

Tableau 2. Traits biologiques et leurs catégories utilisées dans cette thèse (d'après Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007). Certains acronymes utilisés dans les représentations graphiques sont indiqués entre parenthèses.

| Trait                  | Catégorie                        |
|------------------------|----------------------------------|
| Types de nourriture    | Particules sédimentaires (S)     |
|                        | Détritus fins <1 mm (FPOM)       |
|                        | Détritus grossiers > 1 mm (CPOM) |
|                        | Microphytes (MiPh)               |
|                        | Macrophytes (MaPh)               |
|                        | Tissu animal (Da)                |
|                        | Invertébrés (IN)                 |
| Habitudes alimentaires | Déchiqueteurs (Sh)               |

|                               |                                    |
|-------------------------------|------------------------------------|
|                               | Racleurs de substrats (SC)         |
|                               | Collecteurs-Filtreurs (CF)         |
|                               | Perceurs (PI)                      |
|                               | Prédateurs (PR)                    |
| Types de respiration          | Tégument                           |
|                               | Branchies                          |
|                               | Plastron                           |
|                               | Stigmate                           |
| Taille maximale du corps (mm) | <5                                 |
|                               | >5-10                              |
|                               | >10-20                             |
|                               | >41                                |
| Flexibilité du corps (°)      | faible (<10)                       |
|                               | Intermédiaire (10-40)              |
|                               | Forte (>45)                        |
| Forme du corps                | Allongé                            |
|                               | Aplati                             |
|                               | Cylindrique                        |
|                               | Sphérique                          |
| Relation au substrat          | Nageur                             |
|                               | Rampant                            |
|                               | Fouisseur                          |
|                               | Attaché temporairement au substrat |

---

Les 8 familles d'insectes les plus abondantes (>1000 individus) (Leptohyphidae, Glossosomatidae, Chironomidae, Helicopsychidae, Baetidae, Hydroptilidae, Caenidae, Hydropsychidae) devaient être considérées mais en raison de la mauvaise conservation des Helicopsychidae dans leur étui et de la petite taille des Chironomidae et des Hydroptilidae, ces trois familles n'ont pu être prises en compte. En fin de compte, cinq familles ont été analysées à savoir les Baetidae, les Caenidae, les Glossosomatidae, les Hydropsychidae et les Leptohyphidae. La dissection de trois individus par taxon, par station et par rivière soit un total de 195 individus était prévu. Certaines familles étant parfois absentes dans certaines stations et certaines mesures ne pouvant s'effectuer compte-tenu de la petite taille des organismes, l'effectif a été réduit à 93 individus puis à 92 compte-tenu de l'absence d'items alimentaires chez un individu d'Hydropsychidae. Pour une station donnée, les trois individus ont été sélectionnés par ordre d'abondance du prélèvement et de dominance du substrat. Deux individus ont été tirés du prélèvement le plus abondant et l'autre du substrat le plus dominant qu'il soit grossier ou fin.



#### 4.4.1. Analyse du contenu intestinal

Chaque individu a été placé dans une goutte de glycérine sur une lame porte-objet de 76x26x1.2 mm sous un stéréomicroscope (ZSX9, Olympus, Tokyo, Japan) branché à une caméra (SC50 Olympus). A l'aide d'une paire de minuties, la partie médiane de l'insecte a été séparée des parties postérieure et antérieure et la cavité thoracique a été incisée entre les 3 paires de pattes. L'intestin moyen a été écarté, son contenu a été vidé dans une goutte de glycérine sur une nouvelle lame porte-objet puis disséminé dans la goutte pour être ensuite monté entre une lame et une lamelle (18x18x0.17mm) (Fig.10).

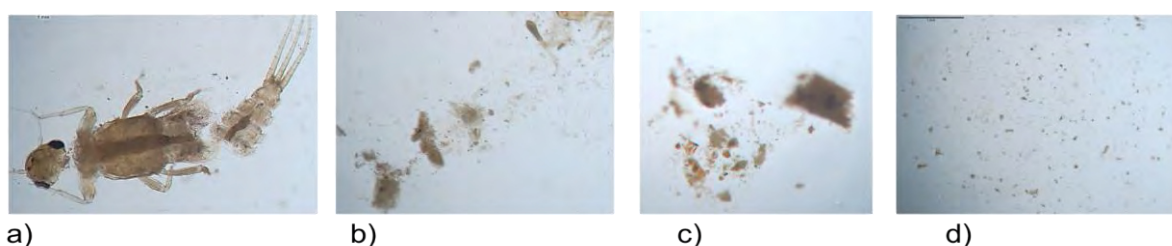


Figure 10. Étapes de dissection des organismes et du montage des contenus intestinaux: a) écartement de l'intestin moyen du reste du corps; b) sortie du contenu de la membrane intestinale; c) transportation du contenu sur une nouvelle lame, et d) dissémination du contenu.

Le montage a été ensuite observé sous microscope optique à lumière polarisée (Olympus System Microscope Models BX51) avec un oculaire micrométrique (Fig. 10). Afin d'augmenter la précision, une calibration à l'aide d'une lame micrométrique a été effectuée. Pour chaque lame, 10 champs de vision sous des grossissements de 100 à 400 ont été évalués et les éléments ont été identifiés et quantifiés (Fig. 11). L'intestin de chaque individu a été considéré comme étant rempli (100%) et l'ensemble des éléments identifiés a été évalué par rapport à l'ensemble présent dans un champ de vision. Les éléments du contenu intestinal ont été classés en quatre catégories : matière organique particulaire (MOP), tissu animal (ANI), algues et végétaux (ALG) et sédiment (SED) (Cheshire et al. 2005).

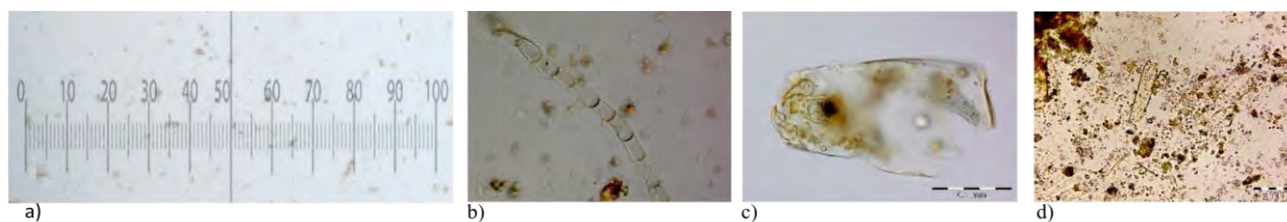


Figure 11. a) Identification et quantification des éléments du contenu sous microscope optique avec oculaire micrométrique et photographies de quelques éléments identifiés dans l'estomac d'un organisme (Hydropsychidae) disséqué : b) Algues ; c) Pièces buccales d'insectes ; d) Débris organiques.

La proportion relative occupée par chaque type d'éléments a été calculée et l'élément dominant a été utilisé pour assigner une famille à un régime trophique : (1) les détritivores consomment de la MOP, (2) les carnivores consomment des animaux, (3) les herbivores consomment du tissu végétal et des algues (Cummins & Klug, 1979), et (4) les omnivores consomment toutes les catégories d'aliments identifiées (Simberloff & Dayan, 1991).

#### ***4.4.2. Mesures des pièces buccales***

Les pièces buccales des insectes se composent de cinq appendices. De l'avant vers l'arrière, on trouve le labre, une paire de mandibules, une paire de maxilles, le labium et l'hypopharynx. Les parties basales du labium (post- et pré-mentum) sont soudées dans la partie médiane et les parties distales (glosses et paraglosses) sont très peu mobiles. Seuls les palpes labiaux et le labre sont suffisamment mobiles pour capturer les aliments, les parties distales des maxilles sont utilisées pour ramener la nourriture et les mandibules permettent de capturer, brouter ou triturer les aliments. La taille et la forme de ces dernières varient en fonction du régime alimentaire (Krenn, 2019). Placée dans une goutte de glycérine, les mandibules (Md) et le labre (Lb) ont été écartés du reste de la tête des individus dont le contenu stomacal a été évalué par ailleurs (voir ci-dessus).

L'ensemble de ces structures ont été placées entre lame (76x26x1.2mm) et lamelle (18x18x0.17 mm) et photographiées sous microscope (Leica Z16 APO) branchée à une caméra (Leica DMC 5400) et traitée à l'aide du logiciel LAS X (version 3.6.0.2010) ou microscope électronique (Olympus System Microscope Models BX51) en fonction de leur épaisseur. Ensuite, à l'aide du logiciel imageJ (Schneider et al., 2012), la longueur et la largeur maximale de chaque pièce ont été mesurées et leur structure a été observée et notée (Álvarez-Soraca et al., 2017) (Fig. 12).

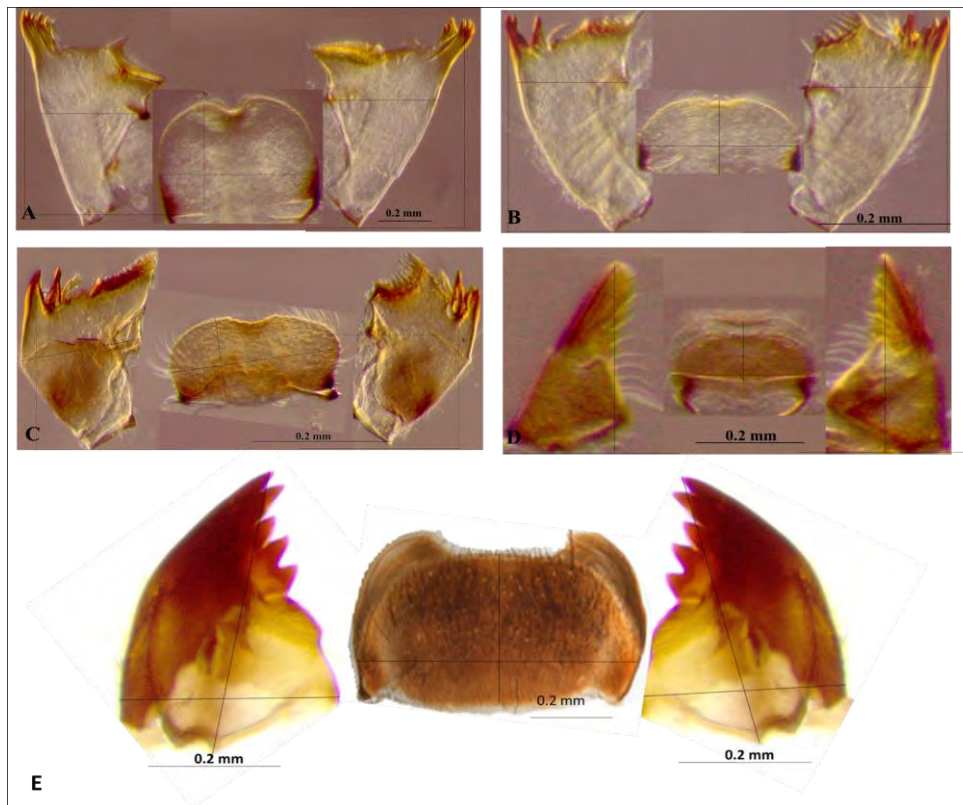


Figure 12. Mesure des mandibules gauche et droite et du labre pour les A) Baetidae, B) Leptohephyridae, C) Caenidae, D) Glossosomatidae et E) Hydropsychidae (crédit photo ; Colin Issartel).

Les modes d'acquisition des aliments et la morphologie des pièces buccales étant toujours corrélées (Plague & Wallace, 1998), les familles sélectionnées ont été placées dans un groupe fonctionnel trophique donné en fonction de l'élément dominant ingéré et de la morphologie des pièces buccales :

A) Des individus avec des pièces buccales minces munies de nombreuses soies ont été considérés comme :

- Collecteur-filtreurs (CF) si leur contenu intestinal était dominé par des MOP ;
- Collecteurs-rassembleurs (CR) si leur contenu intestinal était dominé par des MOP et du sédiment ;

et ont été regroupés dans le groupe des détritivores.

B) Des individus avec de fortes pièces buccales munies de soies ayant l'aspect de brosses ou sans soies ont été considérés comme :

- Racleurs de substrat si leur contenu intestinal était dominé par du POM, des algues avec du sédiment ;
- Déchiqueteur si leur contenu intestinal est dominé par du POM et du tissu végétal ;
- Brouteurs si le contenu intestinal est dominé par du tissu végétal vivant.

et ont été regroupés dans les herbivores.

- Prédateurs si le contenu intestinal était dominé par du tissu animal et ont été considérés comme carnivores.

C) Des individus avec des pièces buccales longues et/ou pointues peuvent être considérés comme perceurs (Piercers). Etant donné que la sève liquide ne peut être identifiée dans le contenu stomacal, ceux-ci ne pouvaient être examinés.

D) Un animal avec l'estomac contenant un mélange des différents items a été considéré comme un omnivore.

## 5. *Analyse des données*

Dans le chapitre 2, nous avons étudié les relations aire-espèces (“Island species-area relationships”, ISAR) à l'aide de modèles de régression par segment (Matthews & Rigal, 2021). Sept modèles ont été considérés : continu à un et deux seuils, discontinu à un et deux seuils, horizontal gauche à un et deux seuils, linéaire. Les modèles avec le plus petit critère d'information bayésien (BIC) ont été sélectionnés comme les meilleurs modèles pour représenter l'ISAR de la richesse globale des Odonates, Coléoptères, Trichoptères et Ephéméroptères (OCTE) et pour chaque ordre pris séparément.

Pour analyser les schémas spatiaux de la richesse et de la composition des espèces, nous avons construit un graphique voisin à partir d'une matrice spatiale contenant autant de lignes et de colonnes que le nombre d'Unités Géographiques Caribéennes (UGC), en attribuant une valeur de “1” si deux unités étaient voisines parmi les 26 UGC et “0” si ce n'était pas le cas, dans la *ième* ligne et la *jième* colonne de la matrice. Nous avons lié une unité à son voisin le plus proche en considérant le chemin le plus court entre les unités (voir Thioulouse et al., 1995). Nous avons quantifié l'autocorrélation spatiale entre les UGC en termes de richesse spécifique en utilisant l'indice de Moran (1950 ; Cliff & Ord, 1973). Les valeurs *I* de Moran significativement positives indiquent que les UGC proches ont des *patterns* spatiaux similaires, tandis que les valeurs significativement négatives indiquent le contraire. La signification statistique des valeurs *I* de Moran a été testée à l'aide de 999 permutations. Les calculs ci-dessus ont été effectués pour l'ensemble des données OCTE et pour chaque groupe OCTE séparément.

Nous avons calculé la richesse spécifique globale des OCTE et la richesse spécifique de chaque groupe OCTE séparément en utilisant le tableau de présence-absence d'espèces élaboré à partir de notre revue de la littérature. De plus, pour évaluer les taux d'endémisme, nous avons calculé le nombre d'espèces uniques à chaque UGC, puis le taux d'endémisme pour chaque UGC

pour l'ensemble OCTE et pour chaque ordre d'OCTE séparément, a été quantifié comme le rapport entre le nombre d'espèces endémiques et le nombre total d'espèces.

Avant les analyses statistiques de couplage avec des variables environnementales, nous avons utilisé un facteur d'inflation de la variance (VIF) pour évaluer la multicollinéarité de nos variables (Zuur et al., 2010). Nous avons utilisé les modèles linéaires généralisés (GLM) pour évaluer les effets de la superficie, de la distance au continent, de la date d'émergence des îles et des variables locales (hétérogénéité climatique, température de l'air maximale et minimale, précipitation minimale et maximale, altitude) et leurs interactions sur la richesse en espèces d'insectes d'eau douce. Nous avons utilisé une erreur binomiale négative pour l'OCT global et chaque commande OCT séparément, et une erreur de Poisson pour les éphéméroptères (E), pour respecter une distribution plus normale des résidus. Les modèles ont été sélectionnés en utilisant une approche par étapes basée sur le critère d'information d'Akaike (AIC). Des tests de rapport de vraisemblance nous ont permis de comparer la déviance de chaque modèle sélectionné et un modèle nul (sans d'effet). Pour évaluer les effets de la superficie, de la distance au continent, de la date d'émergence des îles et des variables locales sur le taux d'endémisme global OCTE et sur le taux d'endémisme de chaque ordre OCTE, nous avons utilisé le modèle logit avec une distribution d'erreur quasi-binomiale pour tenir compte de la surdispersion potentielle (voir McCullagh & Nelder, 1989). Pour la sélection de modèle dans ce cas, nous avons utilisé la forme de quasi-vraisemblance du critère d'information d'Akaike (QAIC). La significativité statistique des paramètres du modèle a été estimée par une analyse de déviance (validée par des tests  $F$  ; McCullagh & Nelder, 1989) entre un modèle nul (pas d'effet) et un modèle incluant les variables explicatives sélectionnées. Pour traiter la contribution des variables dans les modèles, nous avons calculé les tailles d'effet comme l'exponentielle des coefficients GLM, qui représente les rapports de taux d'incidence (IRR) pour la régression binomiale négative et les *odds-ratios* (OR) pour la régression quasi-poisson ou poisson. Une valeur proche de 1 représente une petite taille d'effet pour une variable donnée. Une valeur très supérieure à 1 montre un effet de taille important de la variable.

Enfin, pour évaluer la similarité des UG en termes de composition spécifique, nous avons utilisé une analyse dite “Non-Metric multiDimensional Scaling” avec l'indice de distance de Jaccard (NMDS ; Minchin, 1987). Nous avons en outre considéré deux types de regroupement : les trois groupes d'UGC tels que décrits dans le chapitre 1 - Matériel et Méthodes - et un regroupement obtenu en coupant le dendrogramme généré avec la distance de Jaccard selon le critère de maximisation de Ward (Murtagh & Legendre, 2014). Nous avons réalisé une analyse des similarités (ANOSIM), qui a fourni une statistique ANOSIM  $R$  pour chaque regroupement et une probabilité simulée associée (procédure de permutation) permettant d'évaluer la signification statistique de la

discrimination. Les variables géographiques (superficie, distance au continent) et les variables environnementales (hétérogénéité climatique, température et précipitations), ainsi que la fin et la durée de l'émergence ont été ajustées à l'ordination NMDS pour permettre la visualisation de leur contribution à celle-ci. La qualité de l'ajustement a été évaluée par un carré de coefficient de corrélation et la signification de la variance expliquée a été obtenue à partir de la permutation aléatoire du tableau des variables environnementales.

Dans le chapitre 3, nous avons rassemblé tous les taxons (espèces et familles) d'invertébrés aquatiques identifiés et décrits à partir des recherches publiées pour l'île entière et pour chaque pays séparément. Les mots clés suivants : “Antilles, Grandes Antilles, Caraïbes, Hispaniola, Haïti, République Dominicaine” suivis de “insectes aquatiques, invertébrés aquatiques, macroinvertébrés, crustacés et mollusques” ont été utilisés à travers plusieurs moteurs de recherche dont “Google scholar”, “Researchgate”, “Web of Science”.

A partir des documents obtenus, nous avons constitué un jeu de données contenant quatre sous-ensembles en fonction du lieu de récolte de l'espèce : RBH, Haïti, République Dominicaine ou Hispaniola, si elle était présente sur l'île mais sans précision de localisation. A noter que les espèces de la RBH sont incluses dans les connaissances taxonomiques d'Haïti. Le statut de chaque Unité Géographique Caribéenne, selon qu'il était indigène ou endémique à l'île ou à un des deux pays a été enregistré. Les sites d'échantillonnage de chaque pays ont été identifiés pour chaque espèce et les coordonnées géographiques de ces sites ont été obtenues à l'aide de Google maps pour être ensuite cartographiées à l'aide du logiciel QGIS. Cela a permis d'évaluer et de comparer l'étendue de la surface d'échantillonnage entre les deux pays. Les espèces dont le lieu d'échantillonnage n'a pas été précisé n'ont pas pu être prises en compte. La référence bibliographique de chaque espèce a également été notée. Les Crustacés, les Insectes et les Mollusques ont été sélectionnés car ce sont les trois groupes taxonomiques les mieux étudiés. Il faut cependant noter que les données disponibles sur la malacofaune aquatique étaient insuffisantes pour être traitées au niveau de l'espèce et seules les familles ont été considérées. Bien que bien présente, la classe des Branchiopodes n'a pas été considérée puisque le protocole de notre échantillonnage ne nous permettait pas de les collecter. La proportion des taxons (espèces et familles) indigènes et endémiques recensés dans les sous-ensembles (RBH, Haïti, République dominicaine, Hispaniola) a été calculée et la représentation de la RBH dans la connaissance taxonomique a été évaluée puis actualisée à l'aide des résultats de notre échantillonnage récent.

Dans le chapitre 4, nous avons effectué une analyse en composantes principales (ACP) normée des six métriques climatiques retenues (Cf. Tableau 1), Nous avons en outre testé chaque métrique par rapport au versant d'exposition, à la rivière et à la station à l'aide d'analyses de

variance (ANOVA) de type II, suivies de tests de comparaisons multiples post-hoc de Tukey. Une procédure similaire a été utilisée pour tester l'effet de la rivière et de la station sur les mesures des variables physiques et chimiques et pour tester l'effet de la rivière et de l'année sur l'abondance des macroinvertébrés (log-transformé ( $\log(x+1)$ )), richesse taxonomique et diversité fonctionnelle, et l'effet de la rivière sur la proportion d'individus ayant une catégorie de trait donnée (voir calcul ci-dessous) et sur les ratios FFG (voir calcul ci-dessous)

L'approche de la valeur indicatrice (IndVal ; Dufrêne & Legendre, 1997 ; De Cáceres, et al., 2010) a permis de déterminer quels taxons pourraient être utilisés comme indicateurs de groupes de stations (les rivières dans notre cas). L'indice IndVal mesure l'association entre un taxon et des groupes de stations individuels et/ou des combinaisons de groupes de sites. L'indice IndVal<sub>ij</sub> est le produit de deux composantes, appelées *Aij* et *Bij* (Dufrêne & Legendre, 1997). La composante *Aij* représente la spécificité du taxon *i* dans le groupe de stations *j* et correspond au rapport entre  $N_{ij} / N_i$  avec  $N_{ij}$  le nombre d'individus du taxon *i* dans le groupe *j* et  $N_i$  le nombre total d'individus du taxon *i*. La composante *Bij* représente la fidélité du taxon et est définie par le rapport  $NS_{ij} / NS_j$  avec  $NS_{ij}$  le nombre de stations du groupe *j* où l'on trouve le taxon *i* et  $NS_j$  le nombre de stations du groupe *j*. Dans cette analyse, seules les familles dont les valeurs de composantes (*Aij* et *Bij*) sont égales à 1 ont été considérées comme indicatrices spécifiques ou fidèles aux sites.

Pour étudier la similitude entre les sites et les rivières en fonction de la composition de leur faune en macroinvertébrés benthiques, nous avons réutilisé une analyse dite “Non-Metric multiDimensional Scaling” (Cf. §2) avec l'indice de distance de Bray-Curtis (NMDS ; Minchin, 1987). Les variables climatiques (les six métriques de précipitations et de température de l'air ci-dessus) et les variables physiques et chimiques (température, vitesse du courant, diversité de substrat, pH, conductivité, oxygène dissous, saturation en oxygène et température de l'eau) ont été ajustées à l'ordination NMDS. Pour chaque variable, la qualité de l'ajustement a été évaluée par un carré de coefficient de corrélation et la signification de la variance expliquée a été obtenue à partir d'un test de permutation. Comme précédemment, avant l'ajustement NMDS, nous avons utilisé un facteur d'inflation de la variance (VIF) pour éliminer les variables colinéaires (Zuur et al., 2010).

Pour interpréter la position des taxons dans la NMDS à partir de leurs traits, nous avons utilisé l'approche méthodologique décrite par Chevenet et al. (1994). Nous avons d'abord calculé la position des catégories de traits à la moyenne pondérée des taxons positionnés le long de la première et deuxième dimension de la NMDS. Nous avons ensuite calculé l'indice de dispersion delta ( $\delta$ , Ter braak, 1987) comme le rapport de la variance des catégories de traits moyennes pondérées à la variance totale des scores des taxons sur une dimension NMDS donnée. Nous avons testé la

signification statistique des scores des catégories de traits le long d'une dimension NMDS donnée, en permutant aléatoirement (999 permutations) les scores des taxons et en calculant l'indice de dispersion delta à chaque permutation.

De plus, pour calculer la proportion d'individus ayant une catégorie de trait donnée dans une station à chaque campagne d'échantillonnage, nous avons multiplié l'abondance des taxons (après transformation log) par leurs profils de catégories de traits. Nous avons normalisé le résultat pour sommer à 1 par trait (Voir Gayraud et al., 2003 ; Schmera et al., 2014) nous permettant d'étudier et de comparer les proportions d'individus portant une catégorie de trait donnée. Enfin, nous avons utilisé les ratios FFG comme proxy pour trois attributs fonctionnels des communautés, comme proposé par Merritt et al. (2002). Le rapport P/R a été calculé comme le rapport entre les racleurs et la somme des broyeurs et de tous les collecteurs. Nous avons calculé la stabilité du substrat intra-station comme le rapport entre les racleurs et les collecteurs (filtreurs ou non) et déchiqueteurs. Le rapport CPOM/FPOM a été estimé comme le rapport entre les déchiqueteurs et les collecteurs. Nous avons considéré des valeurs seuils avec  $PRR > 0.75$  représentant la prééminence de l'autotrophie,  $SUS > 0.5$  signifiant un substrat stable et  $CPO > 0.50$  (saison sèche) associés à un fonctionnement de la zone riparienne normal (Merritt et al., 2002).

Enfin, la diversité fonctionnelle a été prise en compte en calculant l'indice Rao à partir des catégories de traits. L'indice de Rao représente la dissimilarité moyenne entre deux individus choisis au hasard compte-tenu de leurs traits (voir e.g., Champely & Chessel, 2002 ; Pavoine et al., 2009).

Finalement, dans le chapitre 5, nous avons analysé les différences d'items alimentaires et de taille de pièces buccales entre familles à l'aide d'analyses de variance (ANOVA) de type II suivies de tests de comparaisons multiples post-hoc de Tukey. Pour évaluer le degré de discrimination global des familles par les deux types d'informations biologiques (contenus stomacaux et mesures de pièces buccales), nous avons utilisé l'ACP inter-classes (Dolédec & Chessel, 1987), un cas particulier d'ACP sur variables instrumentales (Lebreton et al., 1991) dans laquelle un facteur (la famille dans notre cas) sert de variable explicative. L'indice caractérisant la séparation entre les familles (inertie inter-classes) a été testé par rapport à des valeurs simulées obtenues après 999 permutations des lignes des tableaux de contenus stomacaux ou de mesures de pièces buccales.



Pour coupler les données de contenus stomacaux et les mesures de pièces buccales, nous avons utilisé l'analyse de co-inertie (Dolédéc & Chessel, 1994 ; Dray et al., 2003). Cette analyse vise à mettre en lumière les structures communes aux deux ensembles de données (co-structures) en combinant les ordinations séparées (e.g. ACP centrée des contenus stomacaux et ACP normée des mesures de pièces buccales) en une seule analyse. Cette méthode d'analyse multivariée à deux tableaux croise les variables des deux tableaux (matrice de covariance croisée) et en mesure les relations entre deux ensembles de données. Elle fournit deux jeux de coordonnées pour les lignes qui permettent de comparer les deux ordinations à la même échelle (ce qui n'est pas le cas des ordinations séparées). Le lien entre les deux tableaux est mesuré à l'aide du coefficient de corrélation vectoriel ( $R_v$ ) qui est un équivalent multidimensionnel du coefficient de corrélation ordinaire entre deux variables (Robert & Escoufier, 1976). Il varie entre 0 (pas de corrélation) et 1 (forte corrélation). La signification statistique du coefficient  $R_v$  est obtenue à partir d'un test de permutation aléatoire des lignes des tableaux qui fournit des  $R_v$ s simulés aléatoirement (999 permutations). Le  $R_v$  observé est comparé à la distribution des  $R_v$ s simulés aléatoirement. Par exemple, si 1 des 999 valeurs de permutation est supérieure au  $R_v$  observé entre les deux tableaux la relation entre ceux-ci a une probabilité simulée  $P = 0.001$ . De plus, nous avons réalisé une analyse de coinertie entre l'ACP inter-familles des items alimentaires et l'ACP inter-familles des mesures de pièces buccales appelée analyse de co-inertie intergroupes dont l'explicitation mathématique se trouve dans Franquet et al. (1995). En pratique, il s'agit de réaliser une analyse de coinertie entre les moyennes par famille des items alimentaires et les moyennes par famille des mesures de pièces buccales.

Toutes les analyses de données ont été réalisées à l'aide du logiciel R version 4.0.3 (R Development Core Team, 2020) et des packages ade4 (Thioulouse et al., 2018), vegan (Oksanen et al., 2016) et MASS (Venables & Ripley, 2002). Des graphiques spécifiques ont été affichés à l'aide des packages adegraphics (Siberchicot et al., 2017), mapdata (Becker & Wilks, 1993), maps (Becker & Wilks, 1993), pixmap (Bivand et al., 2011), spdep (Bivand & Wong, 2018) et sars (Matthews et al., 2019 ; Matthews & Rigal, 2021). Certaines cartes ont été réalisées à l'aide du logiciel QGIS (version OSGeo4W-3.24.3-1). Les images des pièces buccales ont été traitées à l'aide du logiciel ImageJ (Schneider et al., 2012) et les arbres phylogénétiques à l'aide du logiciel Inkscape (version 1.1).

***Chapitre 2.***  
***“Species richness and composition of Caribbean  
aquatic entomofauna : role of climate, island  
area, and distance to mainland”***



Cet article a été publié dans *Frontiers of Biogeography* (Voir Annexe 1). L'ensemble de l'article se trouve en annexe ainsi que le mail d'acceptation. Globalement, l'origine de cette étude non prévue initialement dans la thèse est liée au fait qu'on sait peu de choses sur la biogéographie des invertébrés aquatiques dans les Caraïbes. Nous présentons donc dans cet article la première base de données des collections d'insectes aquatiques réalisées dans l'archipel des Caraïbes au cours des 50 dernières années (disponible à <https://doi.org/10.5061/dryad.vhhmgqntx>). L'analyse de cette base montre notamment que 2/3 des insectes aquatiques recensés sont endémiques. Les modèles aire-espèce continus à un seuil ajustent la richesse globale et celle en espèces d'Odonates et de Coléoptères, tandis que les discontinus à deux seuils ajustent la richesse spécifique des Trichoptères et des Ephéméroptères. Les variables climatiques géographiques et locales et les capacités de dispersion se combinent pour expliquer la richesse et la composition de l'entomofaune aquatique des Caraïbes. Je propose ci-dessous un résumé en français des principaux résultats.

A partir d'une revue de la littérature, nous avons construit une base de données comprenant plus de 1000 espèces d'insectes d'eau douce (notamment Odonates, Coléoptères, Trichoptères, Ephéméroptères ; OCTE) dans 26 Unités Géographiques Caribéennes (UGC). Nous avons quantifié pour chaque UGC le filtrage environnemental local (hétérogénéité climatique, pluviométrie annuelle, température annuelle), la géographie (superficie, distance du continent) et l'âge d'émergence comme proxy de l'ontogenèse insulaire. Nous avons étudié le rôle relatif de ces variables sur la richesse spécifique, l'endémisme et la composition des unités à l'aide de modèles aire-espèce (ISAR ; Matthews & Rigal, 2021), de procédures utilisant les modèles linéaires généralisés (GLM ; voir McCullagh & Nelder, 1989) et d'analyse dite "Non-Metric Multidimensional Scaling" (NMDS sur distance de Jaccard ; Minchin, 1987). De plus, nous avons analysé les schémas spatiaux de la richesse et de la composition des espèces à l'aide de l'indice *I* de Moran (Moran, 1950) et en considérant le plus court chemin entre UGC (Cliff & Ord, 1973). L'ISAR a généralement démontré un ou deux seuils et des réponses continues ou discontinues selon les groupes d'OCTE. Un effet "petite île" ("Small island Effect" ; Lomolino & Weiser, 2001 ; Matthews & Rigal, 2021) a pu être détecté pour la richesse en Trichoptères et en Ephéméroptères, alors que les Odonates et les Coléoptères n'ont démontré que des différences de pente entre les UGC plus petites et plus grandes. La superficie, l'hétérogénéité climatique, les précipitations maximales et la distance par rapport au continent étaient les principaux moteurs de la composition des espèces dans les UGC, tandis que les variables climatiques locales étaient d'une importance capitale pour le taux d'endémisme. En raison de la complexité potentielle de l'ontogenèse des îles des Caraïbes, les îles de stade intermédiaire avaient une richesse en invertébrés d'eau douce plus élevée que les plus jeunes, mais une richesse inférieure inattendue par rapport aux îles plus

anciennes. Enfin, le degré de colonisation des îles était lié à la capacité de dispersion des espèces, les Odonates et les Coléoptères ayant des aires de répartition plus larges que les Trichoptères et les Ephéméroptères, plus restreints par leurs niches écologiques relativement étroites. L'endémisme élevé (>60%) trouvé dans les eaux douces des Caraïbes appelle à plus d'efforts de conservation dans la gestion de ces environnements d'eau douce très menacés.

### ***Chapitre 3.***

## ***Analyse comparative de la biodiversité en macroinvertébrés benthiques de la Réserve Biosphère de la Hotte, d'Haïti et de l'île d'Hispaniola***



En raison de sa position géographique, sa topographie, ses caractéristiques environnementales et socio-économiques, Haïti offre une faible résistance aux catastrophes naturelles. Elle se trouve ainsi confrontée à un large spectre de menaces naturelles d'origine hydrométéorologique (cyclones et sécheresses), sismiques (tremblements de terre) et anthropiques (déforestation) mettant en danger ses écosystèmes aquatiques notamment. Haïti est considérée comme un hotspot de biodiversité en raison de sa richesse biologique et de son endémisme élevés (CPEF, 2010). Sa flore compte parmi les plus riches des Caraïbes. Entre 5 000 et 5 600 espèces de plantes y sont décrites dont 36% sont endémiques. Sa faune compte 2 000 espèces dont 75% endémiques (MDE, 2016). A ce jour, les études de la biodiversité haïtienne se sont davantage concentrées sur les plantes supérieures et les vertébrés et se sont limitées à des inventaires d'espèces. Il existe très peu de données sur la faune invertébrée d'Haïti mise à part les mollusques terrestres et les lépidoptères (MDE, 2019). Les invertébrés aquatiques ont encore moins été étudiés alors que le pays dispose d'un réseau hydrographique important avec des centaines de cours d'eau permanents (Fig. 13 ; Swartley & Toussaint, 2006). Les quelques rares études sur la faune invertébrée aquatique ont été menées par des universités et des chercheurs étrangers et restent éparses dans la littérature grise. En raison de la richesse spécifique élevée des groupes taxonomiques étudiés en Haïti, de ce que représentent les invertébrés, notamment la classe des insectes qui comprend plus de la moitié de la diversité biologique mondiale en termes de nombre d'espèces (Jactel et al., 2020 ; Stork, 1988) et de l'importance de son réseau hydrographique, on peut conclure que la biodiversité d'Haïti est loin d'être connue.



Figure 13. Carte des principales rivières d'Haïti (d'après Frelat et al., 2012).

Selon la classification de Holdridge (1951), neuf zones de vie sont décrites à travers le territoire dont le massif de la Hotte qui est situé dans la péninsule Sud-Ouest d'Haïti (MDE, 2016). Celui-ci est dominé par le Parc Naturel National Macaya (PNNM) qui culmine à 2 347 m d'altitude. Ce parc



est recouvert d'une importante forêt tropicale (Fig. 14) et représente le principal réservoir d'eau de la région. Huit rivières principales y prennent naissance.



Figure 14. Forêt tropicale du Parc Naturel National Macaya au cœur de la Réserve Biosphère de la Hotte.

Le PNNM est considéré comme la zone la plus riche en biodiversité de l'île d'Hispaniola et des Caraïbes (MDE, 2019) avec, notamment, la plus grande concentration d'espèces d'amphibiens endémiques du monde (CEPF, 2010). En 2016, le PNNM a été déclaré Réserve Biosphère par l'Organisation des Nations unies pour l'Education, la Science et la Culture (UNESCO). La Réserve Biosphère de la Hotte (RBH) s'étend sur une surface de 4351,9 km<sup>2</sup>. Face à ce constat, un inventaire de la connaissance de la faune invertébrée aquatique de l'île entière (Hispaniola), d'Haïti et de la RBH paraît nécessaire afin de mieux orienter les recherches futures sur la biodiversité haïtienne. Cet inventaire permettra :

- a) d'avoir une idée du niveau de recherches scientifiques menées sur la faune de macroinvertébrés benthiques d'Haïti et de la RBH en référence à la République Dominicaine voisine ;
- b) de comparer les connaissances taxonomiques de la faune de macroinvertébrés benthiques d'Haïti à celle de la République Dominicaine voisine, à partir d'une revue de la littérature ;
- c) d'identifier et comparer les localités inventoriées entre les deux côtés de l'île ;
- d) d'évaluer la représentativité de la RBH dans la connaissance taxonomique de la faune invertébrée aquatique d'Haïti ;
- e) de comparer la richesse taxonomique recensée dans la littérature à celle récemment échantillonnée dans les cours d'eau de la RBH.

## 2. Description de la base de données

### 2.1. Données globales

Un total de 150 publications a été consulté dont 36 contiennent des données sur Haïti, 59 sur la République Dominicaine et 93 sur l'île entière. A noter qu'une publication peut contenir à la fois des espèces dont le lieu d'échantillonnage a été décrit en Haïti, en République Dominicaine ou sur l'île d'Hispaniola.

Tableau 3. Répartition du nombre d'espèces recensées sur l'île par groupe taxonomique et en fonction de leur statut : (Hi) indigène et (Hi\*) endémique à l'île et non localisé ; DR décrit et (DR\*) endémique dans la partie dominicaine ou à HT, décrit et HT\*endémique à Haïti. Les mollusques, identifiés seulement à la famille, ne sont pas présentés (Voir Annexe 3bis).

| Zone géographique         | Publications | Insecta                   | Malacostraca            | Richesse spécifique totale |
|---------------------------|--------------|---------------------------|-------------------------|----------------------------|
| République Dominicaine    | 93           | 321 (156DR*; 7Hi*; 158Hi) | 24 (6DR*; 1Hi* et 17Hi) | 345                        |
| Haïti                     | 36           | 69 (49HT*; 7Hi*; 13Hi)    | 17 (16 HT* et 1Hi)      | 86                         |
| RBH (en Haïti)            | 13           | 20                        | 7                       | 27                         |
| Hispaniola (non localisé) | 59           | 292 (3Hi*; 289Hi)         | 5 (Hi)                  | 297                        |
| Hispaniola totale         | 150          | 682 (222*)                | 46 (23*)                | 728 (245*)                 |

Treize (13) publications ont été recensées pour la RBH. A noter que seulement deux publications correspondent à des travaux de recherche menés sur le terrain (Spranger, 1981 ; Stock 1985a) (Annexe 3). Douze familles de mollusques dont trois familles de la classe de bivalves (Bivalvia : Mollusca) et 9 de la classe des gastéropodes (Gastropoda : Mollusca), 63 familles d'insectes et 11 familles de crustacés ont été inventoriées sur l'île entière d'Hispaniola (Annexe 3bis). La classe des insectes est la plus riche en espèces (682 espèces) suivie des Malacostracés (Malacostraca : Crustacea) qui comprennent 46 espèces. La richesse taxonomique d'Haïti recensée s'élève à 86 espèces appartenant à 32 familles, soit 11.5% de la richesse spécifique de la faune invertébrée aquatique connue sur Hispaniola (Tab.3).

Mais, si on considère que les 320 espèces dont la localisation n'a pas été précisée sont présentes dans les deux pays considérés, la connaissance taxonomique d'Haïti représenterait alors à 37.37% (410 espèces) de la richesse spécifique de la faune invertébrée aquatique connue sur Hispaniola à comparer à celle de la République dominicaine (62.63% ; Fig. 15).

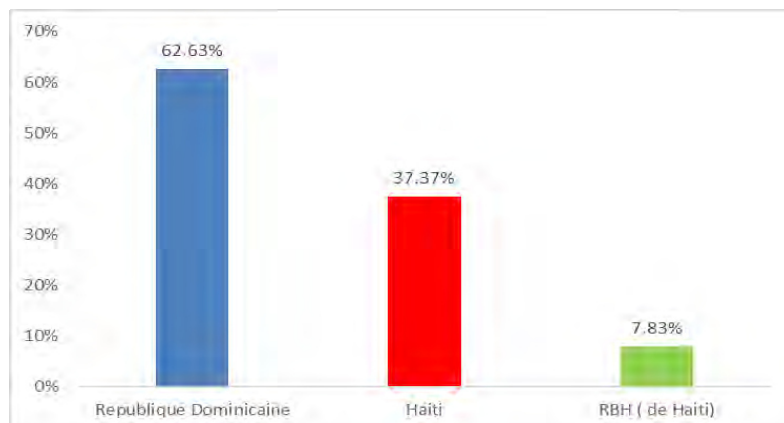


Figure 15. Répartition des connaissances taxonomiques (espèces) sur la faune d'invertébrés aquatiques de l'île d'Hispaniola. Les connaissances taxonomiques pour la RBH sont déduites de celles d'Haïti.

Des 86 espèces inventoriées en Haïti, 75.6% sont endémiques à Haïti (7.2% endémiques pour l'île entière) dont 52.4% d'espèces d'insectes (Tab. 3 ; Fig. 16). Sur les 12 familles de mollusques inventoriés, quatre familles (un Bivalve et trois Gastéropodes) ont été enregistrés en Haïti (Annexe 3bis).

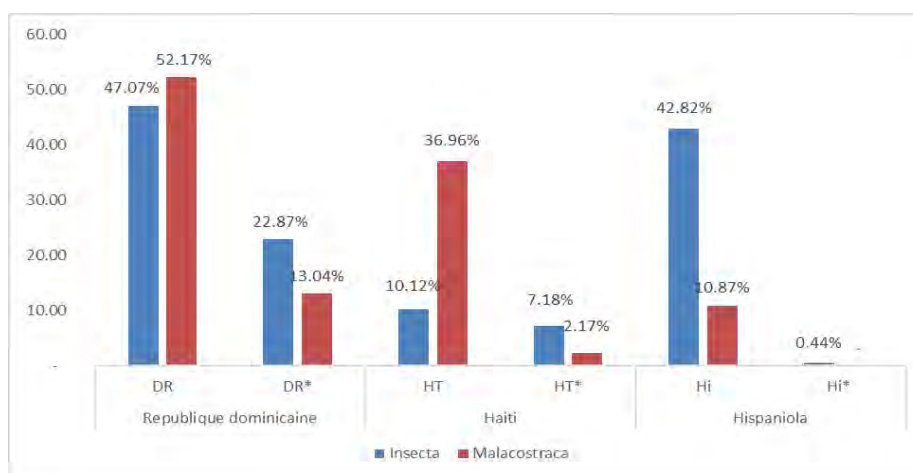


Figure 16. Répartition des connaissances taxonomiques (richesse spécifique et endémisme) décrites sur l'île d'Hispaniola par grands groupes et en fonction de leur statut : (Hi) indigène à l'île et (Hi\*) endémique à l'île et non localisé; DR décrit et (DR\*) endémique dans la partie dominicaine ou HT décrit et endémique HT\* en Haïti.

## ***2.2. Représentativité taxonomique de la RBH***

Vingt-sept espèces de macroinvertébrés dont 20 espèces d'insectes appartenant à 11 familles ainsi que 7 espèces de crustacés appartenant à deux familles de "Malacostracés" ont été recensées dans la RBH, soit 13 familles de macroinvertébrés (Tab. 3 ; Annexe 3bis). Ce qui représenterait 7.8% de la richesse taxonomique connue en Haïti (Fig.15).

## ***2.3. Connaissances taxonomiques actuelles en Haïti***

Un total de 50 familles appartenant à 6 classes (Bivalvia, Clitellata, Gastropoda, Insecta, Malacostraca, et Trepaxonemata) de macroinvertébrés a été échantillonné dans les 4 rivières sélectionnées de la RBH. Si l'on considère les trois groupes inventoriés dans la littérature considérés ci-dessus, on trouve 48 familles de macroinvertébrés dont 36 familles d'Insectes, 8 familles de Mollusques (1 Bivalve et 7 Gastéropodes<sup>o</sup> et 4 familles Crustacés (Malacostraca) ont été collectées (Annexe 3bis). Un guide photographique de tous les spécimens est disponible dans l'Annexe 3ter.

En comparant la richesse taxonomique (nombre de familles) des 4 rivières échantillonnées, parmi les 48 familles identifiées, 26 n'étaient pas connues des inventaires d'Haïti et 10 déjà connues n'ont pas été retrouvées dans nos échantillons (voir Annexe 3bis). En ce qui concerne la RBH, des 48 familles échantillonnées, seules 7 étaient connues. Par contre, 6 familles connues n'ont pas été collectées dans les échantillons (voir Annexe 3bis). Pour les trois groupes étudiés, notre échantillonnage augmente la connaissance taxonomique de la faune de macroinvertébrés aquatiques d'Haïti de 32 à 57 familles et celle de la RBH de 13 à 54 pour les 3 groupes étudiés (Annexe 3bis). Actuellement, la RBH représente 86% de la connaissance taxonomique des 3 groupes étudiés par rapport à ce qui est connu en Haïti. Seules les Glossiphoniidae et les Dugesiidae que nous avons échantillonnés dans les rivières de la RBH n'étaient pas listés dans les documents consultés pour établir la base de données et n'ont pas été pris en compte dans les analyses comparatives entre République dominicaine et Haïti (RBH).

### 3. Signification écologique

Les résultats de cette brève évaluation des connaissances taxonomiques en Haïti montrent à quel point sa biodiversité est mal connue. En comparant la richesse taxonomique inventoriée en Haïti à celle de la République dominicaine, cette différence pourrait être raisonnable car la République dominicaine représente deux fois Haïti en termes de superficie. Toutefois, en considérant le nombre de familles échantillonnées, la richesse spécifique et l'endémisme élevés de l'île, et les rares sites inventoriés en Haïti par rapport à la République dominicaine (Fig. 17), on peut déduire que la faune de macroinvertébrés benthiques haïtiens est importante est riche mais reste méconnue alors que les cours d'eau sont exposés à des menaces anthropiques et naturelles de taille. Combien d'espèces sont-elles en train de disparaître en Haïti sans même avoir été identifiées ?



Figure 17. Localisation des sites de description et/ou d'identification des espèces sur l'île d'Hispaniola.

Le séquençage du gène COI des familles échantillonnées a été fructueux seulement à 50%. Les séquences obtenues et l'analyse des arbres phylogénétiques construits nous permettent de supposer que la RBH comporte une faune de macroinvertébrés diversifiée. Par exemple, dans l'inventaire sur les connaissances taxonomiques des îles caribéennes, un seul genre et 4 espèces de lépidoptères (*Petrophila* : Crambidae) ont été répertoriés à Hispaniola. L'analyse de l'arbre construit à partir des séquences du gène de Crambidae suggère la présence d'un autre genre (*Paraponyx* : Crambidae) (Annexe 2.4) sur l'île. Ce genre a déjà été identifié à Cuba (Hollinger, 1983) et en Jamaïque (Hyslop & Hunte-Brown, 2012) dans la première compilation des données sur toutes les Caraïbes. L'analyse phylogénétique de la famille des Hydroptilidae suggère également l'existence d'une diversité spécifique plus importante (Annexe 2.6) dans la RBH. Parmi les 47 espèces d'Hydroptilidae inventoriées à Hispaniola, les 10 répertoriées en Haïti sont toutes endémiques. De plus, des 4 groupes d'insectes aquatiques étudiés dans les Caraïbes (Cf. Chapitre 2), l'ordre des Trichoptères contient le plus grand nombre d'espèces (405). L'île d'Hispaniola

comporte 118 espèces appartenant à 12 familles de Trichoptères (Annexe 3bis) et avec un fort taux d'endémisme (89 /118) (Cinéas & Dolédec, 2022). De ces 12 familles, seulement 6 familles ont été déjà répertoriées en Haïti. Nous avons retrouvé 11 familles dans les 4 rivières de la RBH échantillonnées (Annexe 3bis). De plus, une famille d'Odonates (Corduliidae), nouvelle pour Hispaniola, a été échantillonnée. Si l'on considère que la RBH est un hotspot de la biodiversité, la richesse spécifique en Trichoptères pourrait donc être encore plus importante sur l'île Hispaniola.

La majorité des études menées sur la biodiversité en Haïti dressent des inventaires et donnent des nombres d'espèces. A notre connaissance, il n'existe pas d'étude écologique sur le fonctionnement de ces écosystèmes riches en espèces, la relation entre ces espèces et leurs interactions avec leur environnement physique, lesquels sont des éléments de connaissances fondamentales en vue de la conservation de la biodiversité aquatique. Étant soumise à des perturbations naturelles et anthropiques majeures, une bonne connaissance de la composition taxonomique des cours d'eau haïtiens est nécessaire pour l'établissement des programmes de surveillance par l'utilisation des taxons indicateurs repérés dans l'évaluation de la qualité écologique des cours d'eau.

***Chapitre 4.***  
***Relative influence of climate, physical and  
chemical variables on the taxonomic and  
functional composition of macroinvertebrate  
communities of Haitian rivers.***





L'article ci-dessous a pour vocation d'être soumis à la revue *Hydrobiologia*.

## ***Abstract***

Island tropical rivers resulting from volcanic eruptions are characterized by irregular topography and are subject to unpredictable and heavy rainfall. In Haiti, the western part of the Hispaniola island, this irregular topography favors local variations in rainfall which create a diversity of environmental situations. We investigated the responses of benthic invertebrate assemblages (abundance, family richness, functional diversity and composition) and the function to the variations of the local environmental conditions in rivers of the "Réserve Biosphère de la Hotte", a biodiversity hotspot. We sampled the benthic invertebrates according to the altitudinal gradient of 4 rivers differently exposed to rainfall during the low flow season of two sampling years. At each site, daily temperature and monthly precipitation data over 11 years were collected. Physical and chemical parameters (temperature, pH, conductivity, oxygen concentration and saturation), current velocity and substrate and depth were assessed. We show that variations in local environmental conditions reduced the abundance, and the taxonomic and functional diversity of the rivers, modified the taxonomic composition by favoring resistance traits to unpredictable hydraulic variations and modified the balance between FFG favoring collectors at the expense of grazers, scrapers and shredders. Major environmental parameters that controlled assemblages included temperature, dissolved oxygen, depth, and tvelocity and substrate diversity. Ecosystem functions of streams demonstrated a very low CPOM/FPOM ratio related to the virtual absence of shredders in these streams, suggesting a low allochthonous contribution. Heterotrophic processes and substrate instability dominate in case of higher exposure to precipitation variations suggesting the impact of disturbances on the functioning. Interannual variations in the level of autotrophy and substrate stability were observed in the least exposed river, probably due to the potential major floods that occurred before the second campaign.

## ***Résumé***

Les rivières tropicales insulaires résultant d'éruptions volcaniques se caractérisent par une topographie irrégulière et sont soumises à des précipitations imprévisibles et abondantes. En Haïti, partie occidentale de l'île d'Hispaniola, cette topographie irrégulière favorise les variations locales des précipitations qui créent une diversité de situations environnementales. Nous avons étudié les réponses des assemblages d'invertébrés benthiques (abondance, richesse taxonomique, diversité fonctionnelle et composition) et le fonctionnement des cours d'eau aux variations des conditions environnementales locales dans les rivières de la "Réserve Biosphère de la Hotte", un hotspot de

biodiversité. Nous avons échantillonné les invertébrés benthiques selon le gradient altitudinal de 4 rivières différemment exposées aux précipitations pendant la saison d'étiage de deux années d'échantillonnage. À chaque site, des données sur la température quotidienne et les précipitations mensuelles sur 11 ans ont été recueillies. Les paramètres physiques et chimiques (température, pH, conductivité, concentration et saturation en oxygène), la vitesse du courant, le substrat et la profondeur ont été évalués. Nous montrons que les variations des conditions environnementales locales réduisent l'abondance, la diversité taxonomique et fonctionnelle des cours d'eau, modifient la composition taxonomique en favorisant les traits de résistance aux variations hydrauliques imprévisibles et modifient l'équilibre entre les FFG favorisant les collecteurs au détriment des brouteurs, grattoirs et déchiqueteuses. Les principaux paramètres environnementaux qui contrôlaient les assemblages comprenaient la température, l'oxygène dissous, la profondeur, la vitesse et la diversité des substrats. Les fonctions écosystémiques des cours d'eau ont montré un rapport CPOM/FPOM très faible lié à la quasi-absence de broyeurs dans ces cours d'eau, suggérant une faible contribution allochtone. Les processus hétérotrophes et l'instabilité du substrat dominent en cas de forte exposition aux variations de précipitations suggérant l'impact des perturbations sur le fonctionnement. Des variations interannuelles du niveau d'autotrophie et de la stabilité du substrat ont été observées dans la rivière la moins exposée, probablement en raison des crues majeures potentielles survenues avant la deuxième campagne.

# *Introduction*

Originating mainly from volcanic activities, Caribbean islands demonstrate changes in elevation over short distances. As a result, rivers of Caribbean islands generally consist of 1-4 order streams with short, straight and steep channels, and swift current. Besides, due to their location in the tropics, these rivers are influenced by large amounts of unpredictable events including tropical storms and hurricanes, but can also experience occasional droughts (Covich et al., 2003 ; Oki & Brasher, 2003). These natural disturbances may potentially filter species based on those traits conferring them resistance and resilience to hydraulics (Townsend & Hildrew, 1994). For example, small macroinvertebrates (size<10mm) with a streamlined body and being temporarily attached to the substrate are better adapted to fast-flowing conditions whereas decrease in current velocity involves the release of hydraulic constraints and may allow organisms with swimming ability and/or air-breathing to better survive (Statzner & Bêche, 2010). These unpredictable events may also change the availability of food resource (Lepori & Malmqvist, 2007) and the balance between Functional feeding groups from up to downstream (Vannote et al., 1980)

Studies that aim at exploring the taxonomic and functional responses of macroinvertebrate communities to environmental variations are numerous but have been mostly dedicated to continental temperate regions (Lamouroux et al., 2004, in France; Heino et al., 2004; 2007 in Finland; Bonada et al., 2007 in the Mediterranean Basin) and continental tropical regions (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007; Tomanova et al., 2008 in Bolivia ; Kohlmann et al., 2021 in Costa-Rica) but are more scarce in tropical island rivers and especially in the Caribbean archipelago known as a hotspot of biodiversity (Cinéas & Dolédec, 2022).

Within the Caribbean archipelago, Haiti occupies the highest and second largest island (Hispaniola). Seventy-five percent (75%) of its territory is made up of mountains of which 52% have slopes steeper than 40%. Air temperature varies between 15-35°C and the country receives unpredictable rainfalls between 400 mm and 4000 mm depending on the relief and the exposition (CEPF, 2010). Haiti comprises large conservation areas such as the “massif de la Hotte”, within the Macaya National Natural Park (PNNM ; MDE, 2016). The Park culminates at 2,347 m above sea level and is covered with an important tropical forest. The “massif de la Hotte” hosts a high biological richness and endemism and was declared a Biosphere Reserve in March 2016 (“Réserve Biosphère de la Hotte” (RBH), 4351.9 km<sup>2</sup>) by the United Nations Union for Education, Science and Culture (UNESCO). RBH is the richest natural area of Hispaniola, and belongs to the 36 world

biodiversity hotspots with the world largest concentration in endemic amphibians (CPEF 2010). Whereas PNNM is considered a water tower for Haiti, the aquatic invertebrate fauna remains almost unknown. Only few studies have been conducted leading to biodiversity checklists but no real ecological study has yet been conducted and Haiti has received few attention in its aquatic invertebrate fauna, with few studies, which are scattered in the gray literature, generally carried out by foreign universities (e.g., Botosaneanu, 1991 ; Flint, 1963; Hungerford & Watson, 1927). This study aims at filling this gap by describing and comparing the abundance, richness, and taxonomic and functional diversity of benthic macroinvertebrate communities of haitian rivers under different exposures to high rainfalls. We expected that, in the more exposed rivers, changes in local environmental conditions resulting from rainfall variations should : (a) induce a decrease in abundance, and taxonomic and functional diversity ; (b) modify the taxonomic composition by favoring resistance traits; (c) impact the autotrophic processes and modify the balance between functional feeding groups (FFG).

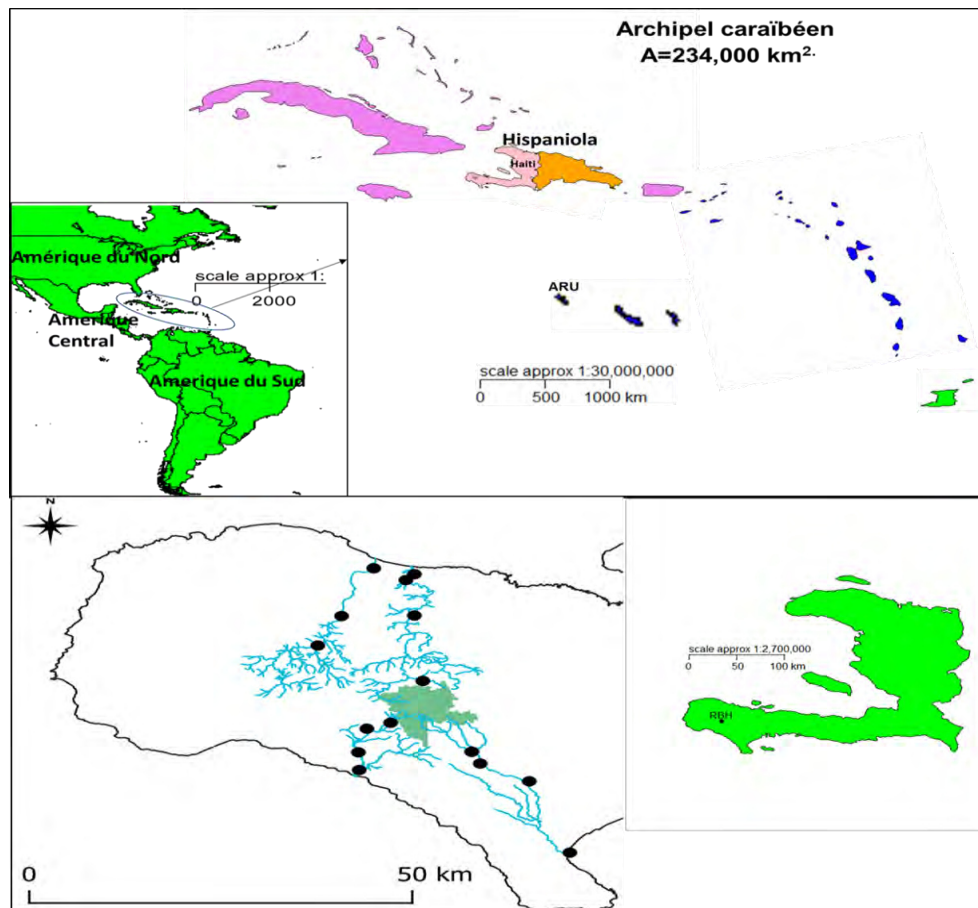


Figure 18. Situation of the study area : (A) Situation of Haiti in the Western part of Hispaniola island and the RBH in the Southwestern part of Haiti in the Caribbean archipelago and (B) Situation of the sampling stations on rivers of RBH.

# ***1. Material and Methods***

## ***1.1. Study area***

Samples were carried out in the “Réserve Biosphère de la Hotte” (RBH), located in the southwestern Hispaniola peninsula (18.375°N ; 73.854°W) (Fig. 18A). We selected 4 out of the 8 main rivers flowing from the PNNM including two rivers from the North side, Roseau (ROS) and Voldroque (VOL) less exposed to tropical storms and two more exposed rivers from the Southern side : Acul (ACU) and Port-à-Piment (PAP) (Fig. 18B).

## ***1.2. Data Collection***

### ***1.2.1. Climate time series***

Rainfall and air temperature data were extracted from CHIRPS (Climate Hazards Group InfraRed Precipitation with Station) and CHIRTS (Climate Hazards Group InfraRed Temperature with Station) at <https://iridl.ldeo.columbia.edu/> and allowed characterizing the climate conditions at each site of the four rivers since CHIRPS and CHIRTS are global satellite-derived rainfall and temperature data of 0.05° degree grid resolution (~ 5 km). As a result, monthly rainfall and daily air temperature at each sampling site were calculated considering the rainfall and air temperature data collected by the closest meteorological stations, i.e. located less than 3 km from our sampling sites. As final metrics used in analyses, we computed for each site the mean, standard deviation (SD) and coefficient of variation (CV) of rainfall and temperature over the available period (2006-2016).

### ***1.2.2. Benthic macroinvertebrates***

Benthic macroinvertebrates were sampled during two low flow seasons and in 13 (February 2019) and 15 stations (January 2020) respectively (Table 4). In the first sampling campaign, four stations (S1, S2, S3 and S4) were sampled from up to downstream in ACU and PAP rivers whereas ROS and VOL rivers were sampled at three (S1, S3, S4) and two stations (S3, S4) respectively. During the second sampling campaign, a station (S0) was added upstream the ACU river to compensate for station S3 that had dried up, due to irrigation water abstraction and preserve a similar altitudinal gradient. The PAP river had the same sampling design as in the first year whereas the ROS and VOL rivers were sampled at 4 stations (S1, S2, S3, and S4) and 3 stations (S2, S3 and S4) respectively to better cover the altitudinal gradient. This sampling design was not totally adequate but resulted from the haitian geopolitical context including road blockage and riots that occurred at this period, which prevented us reaching the expected stations.

Table 4. Localisation of study stations.

| River | Station | Latitude (N) | Longitude (O) | Altitude (m) | Width (m) |
|-------|---------|--------------|---------------|--------------|-----------|
| ACU   | S0      | 18.29        | -73.96        | 407          | 17        |
|       | S1      | 18.27        | -73.95        | 270          | 10        |
|       | S2      | 18.27        | -73.89        | 195          | 13        |
|       | S3      | 18.23        | -73.95        | 92           | 15        |
|       | S4      | 18.13        | -73.86        | 23           | 23        |
| PAP   | S1      | 18.35        | -74.06        | 653          | 2         |
|       | S2      | 18.32        | -74.09        | 284          | 4         |
|       | S3      | 18.29        | -74.1         | 108          | 12        |
|       | S4      | 18.26        | -74.1         | 20           | 12        |
| ROS   | S1      | 18.41        | -74.02        | 706          | 5         |
|       | S2      | 18.52        | -74.03        | 154          | 10        |
|       | S3      | 18.57        | -74.03        | 36           | 17        |
|       | S4      | 18.59        | -74.03        | 14           | 25        |
| VOL   | S2      | 18.47        | -74.15        | 276          | 19        |
|       | S3      | 18.53        | -71.12        | 104          | 19        |
|       | S4      | 18.6         | -74.08        | 16           | 22        |

A total of 12 samples were collected at each station, over a section of an approximate length 10 times the width, using a Surber net (0.05m<sup>2</sup>, 500µm mesh). A total of 336 samples were finally collected over the two sampling campaigns. Samples were preserved in 95° alcohol until macroinvertebrates were sorted, counted and identified at the family level in the laboratory using a stereomicroscope and available taxonomic keys (Thorp & Covich, 2018 ; Bernadet et al., 2014).

### ***1.2.3. Physical and chemical variables***

At each invertebrate sample, water temperature (TEM, °C), dissolved oxygen (DOX, mg.L<sup>-1</sup>), oxygen saturation (%), pH and conductivity (CON, µS.cm<sup>-1</sup>) were recorded using a multiparameter probe (HQ40D) and water depth was measured with a ruler. Flow velocity was assessed visually using the following categories : very slow ( $v < 5 \text{ cm.s}^{-1}$ ), slow ( $5 < v < 25 \text{ cm.s}^{-1}$ ), medium ( $25 < v < 50 \text{ cm.s}^{-1}$ ), rapid ( $50 < v < 75 \text{ cm.s}^{-1}$ ), very rapid ( $> 75 \text{ cm.s}^{-1}$ ). We calculated the frequency distribution of these classes in each station and the two sampling campaigns separately. We further computed weighted average velocity using the velocity frequency distribution and the center value of each current velocity class as current velocity value, at each station and the two sampling campaigns separately (VEL). The substrate was also recorded visually and used the following categories and Phi (i.e. log<sub>2</sub> of the particle diameter): rock (Phi=-9), boulder (-8), cobble-pebble (-6), gravel (-2), sand (2), silt (1), root (3) and

organic debris (3). We calculated the frequency distribution of the phi values in each station and the two sampling campaigns separately. We further computed weighted average phi for each station in each river and the two sampling campaigns. Finally, we computed the simpson index on the phi frequency distributions as a proxy for substrate diversity in each station and the two sampling campaigns separately (GRA).

### ***1.3. Trait composition and ecosystem functions***

We considered five biological traits describing the resistance and resilience of communities to hydrological disturbance : maximal body size, body flexibility, body form, respiration types and relation to substrate and extracted values from the literature (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007 ; Colzani et al., 2013 ; Silva et al., 2021). We also considered food types and feeding habits allowing us to derive FFG according to literature (Tomanova & Usseglio-Polatera, 2007 ; Ramirez & Gutiérrez-Fonseca, 2014). In the consulted databases, traits are divided into categories and quantified using affinity scores between 0 and 3 also known as “fuzzy coding” (Chevenet et al., 1994). This quantification enables to capture the variability in traits that expectedly occurs within families and accounts for within-taxon variations in responses (Tab. 2 ; Annexe 4). Finally, we used FFG ratios as surrogates for three stream ecosystem attributes as proposed by Merritt et al. (2002). P/R ratio (PRR) was computed as the ratio between scrapers and the sum of shredders and all collectors. We computed in-stream substrate stability (SUS) as the ratio between scrapers plus filtering collectors and shredders plus gathering collectors. Finally, CPOM/FPOM ratio (CPO) was estimated as the ratio between shredders and all collectors. We considered threshold values with  $PRR > 0.75$  representing prominence of autotrophy,  $SUS > 0.5$  meaning stable substrate, and  $CPO > 0.50$  (dry season) associated to normal riparian functioning as proposed by Merritt et al., (2002).

### ***1.4. Data analyses***

To derive scores for stations within rivers based on the 6 climate metrics, we performed normalized Principal Components Analysis (PCA). We further tested each metric against hillside, river and station using one-way analysis of variance (ANOVA) type II followed by Tukey’s post-hoc multiple comparison tests. A similar procedure was used to test the effect of river and station on the measurements of physical and chemical variables, the effect of river and year on macroinvertebrate abundance (log-transformed ( $\log(x+1)$ )), taxonomic richness and functional diversity.

We used the Indicator Value approach (IndVal ; Dufrêne & Legendre, 1997; De Cáceres et al., 2010) to determine which family could be used as indicators of groups of sites (rivers in our case). The IndVal index measures the association between a species and both individual site groups and/or combinations of site groups. The IndVal<sub>ij</sub> index of taxon *i* in group of stations *j* is the product of two components, called *Aij* and *Bij* (Dufrêne & Legendre, 1997). The component *Aij* represents the specificity of the *ith* taxon in the *jth* group of stations and corresponds to the ratio between  $N_{ij} / N_i$  with  $N_{ij}$  the number of individuals of taxon *i* in group *j* and  $N_i$  the total number of individuals of taxon *i*. The component *Bij* represents the fidelity of the *ith* taxon to the *jth* group of stations and is defined by the ratio  $NS_{ij} / NS_j$  with  $NS_{ij}$  the number of stations of group *j* where the taxon *i* is found and  $NS_j$  the number of stations of group *j*. In this analysis, only families with component values (*Aij* and *Bij*) equal to 1 were considered as site-specific or site-true indicators.

To investigate the similarity among sites and rivers based on their macroinvertebrate fauna composition, we used non-metric multidimensional scaling and the bray-curtis distance (NMDS, Minchin, 1987). Climate variables, and physical and chemical variables were fitted to the NMDS ordination to compute, visualize, and test the amount of variance explained by each of them. Prior to the NMDS fit, we used a variance inflation factor (VIF) to assess multicollinearity among the variables (Zuur et al., 2010). For each variable retained, the goodness of fit was assessed by a squared correlation coefficient and the significance of the variance explained was obtained from a permutation test.

To interpret the position of taxa in the NMDS ordination from their traits, we used the methodological approach described by Chevenet et al. (1994). We first computed the position of trait categories at the weighted average of taxa positioned along the first and second NMDS dimensions. We then computed the delta dispersion index (Ter braak, 1987) as the ratio of the variance of the weighted average trait categories to the total variance of taxa scores on a given NMDS dimension. We further tested the statistical significance of the trait category scores along a given NMDS dimensions, by randomly permuting (999 permutations) the taxa scores and recalculating the delta dispersion index.

In addition, to compute the proportion of individuals having a given trait category in each station in each sampling campaign, we multiplied the log-abundance of taxa by their trait category profiles. We scaled the result to sum to 1 within each trait (see Gayraud et al., 2003 ; Schmera et al., 2014). For each trait category, we further assessed the significance of the observed differences across rivers by Kruskal–Wallis rank sum tests using river as the grouping variable. We used the FFG ratios as a proxy for three functional attributes of communities of each station in each sampling campaign, as proposed by Merritt et al. (2002). The P/R ratio was calculated as the ratio between the scrapers and the sum of the shredders and all the collectors. We calculated the in-stream substrate stability as the ratio between scrapers and all collectors and shredders. The CPOM/FPOM ratio was estimated as the ratio between



shredders and collectors. We considered threshold values with  $PRR > 0.75$  representing the prominence of autotrophy,  $SUS > 0.50$  meaning a stable substrate and  $CPO > 0.50$  (dry season) associated with normal functioning of the riparian zone (Merritt et al., 2002).

Finally, functional diversity was taken into account by calculating the Rao index from relative log-abundance of taxa and their distance computed from their trait categories. The Rao index represents the average dissimilarity between two randomly chosen individuals given their traits (see e.g., Champely & Chessel, 2002 ; Pavoine et al. 2009).

All statistical analyses were performed with the R software version 4.0.3 (R Development Core Team, 2020), *indicspecies* (De Cacere et al., 2016), *vegan* (Oksanen et al., 2016), *ade4* (Thioulouse et al., 1997), *FD* (Laliberté & Legendre, 2010). Specific graphics were displayed using the *ggplot2* (Wickham, 2016) package. Rivers and sampling stations were mapped using QGIS software (version OSGeo4W-3.24.3-1).

## 2. Results

### 2.1. Exposition to rainfall

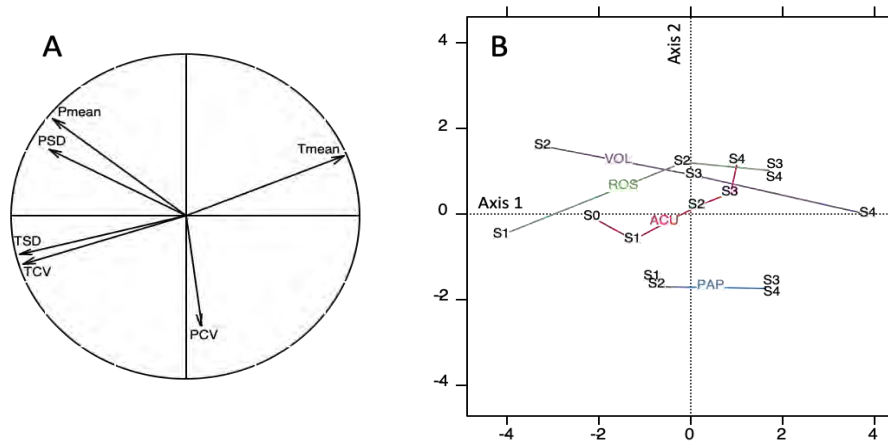


Figure 19. Results of a normalized PCA performed on the climatic variables showing the position of the variables (A) (with Tmean :, TSD, TCV, as the mean, standard deviation and coefficient of variation of air temperature and Pmean, PSD and PCV, same for precipitations) and the position of the stations for each river (B) along the first two axes.

The first axis (63.5% of variance) of a PCA performed on climate metrics described a gradient of decreasing rainfall from up to downstream of each river mainly associated with temperature. ANOVA revealed that mean air temperature (Tmean ; Fig. 19) was significantly cooler in S0 vs. S4, S1 vs. S3 and S4, and S2 vs. S4 (Tmean ;  $F_{4,16}=11.5$   $P<0.000$ ). In addition, the standard deviation (TSD ; Fig. 19) and coefficient of variation (TCV ; Fig. 3) of air temperature were significantly larger for the same combination of stations (TSD;  $F_{4,16}=12.1$   $P<0.000$  and TCV;  $F_{4,16}=12.0$   $P<0.000$  respectively). The

second PCA axis (21.0% of variance) separated the PAP river, the most exposed to rainfall variations, from ACU and ROS rivers (PCV; ANOVA,  $F=5.3$ ,  $P<0.015$ ;  $PAP>ACU$  ;  $PAP>ROS$ , post-hoc Tukey test  $P<0.05$ ; Fig. 19).

## ***2.2. Physical and chemical variables***

Rivers demonstrated significant differences in dissolved oxygen ( $F_{3,151}=23.6$ ,  $P<0.000$  and  $F_{3,173}=39.6$ ,  $P<0.000$  for the 1st and 2nd sampling campaign respectively) and oxygen saturation ( $F_{3,151}=25.7$ ,  $P<0.000$  and  $F_{3,173}=45.7$ ,  $P<0.000$ ) with PAP being on average less oxygenated than the other rivers in both years (Annexe 5, 5bis, 5ter). Significant difference in temperature also occurred between rivers ( $F_{3,151}=51.8$ ,  $P<0.000$  and  $F_{3,173}=19.3$ ,  $P<0.000$  for the 1st and 2nd sampling campaign respectively) with PAP having on average cooler water temperature during the 1st sampling campaign (Annexe 5, 5ter) and warmer one during the 2nd (Annexe 5bis, 5ter). Conductivity significantly differed among rivers ( $F_{3,173}=46.0$ ,  $P<0.000$ ) with ROS having on average higher conductivity values than other rivers (Annexe 5, 5bis et 5ter). Depth also differed among rivers ( $F_{3,151}=21.5$ ,  $P<0.000$  and  $F_{3,173}=22.0$ ,  $P<0.000$  for the 1st and 2nd sampling campaign respectively) with PAP being less deep than other rivers and ROS or VOL being the deeper rivers (Annexe 5, 5bis et 5ter). In addition, current velocity differed among rivers ( $F_{3,151}=12.5$ ,  $P<0.000$  and  $F_{3,173}=6.3$ ,  $P<0.000$ ) with ROS having more lentic habitats in comparison to the three other rivers (Annexe 5, 5bis, 5ter). Substrate size slightly differed among rivers during the 2nd sampling campaign ( $F_{3,151}=7.6$ ,  $P<0.000$ ) with ACU and VOL having larger substrate size than PAP and ROS (Annexe 5bis). Finally, substrate diversity did not significantly differ across rivers during the first sampling campaign ( $ACU=0.43\pm0.30$ ;  $PAP=0.47\pm0.18$ ;  $ROS=0.57\pm0.14$ ;  $VOL=0.66\pm0.01$ ) or the second sampling campaign ( $ACU=0.43\pm0.20$ ;  $PAP=0.43\pm0.31$ ;  $ROS=0.56\pm0.01$ ;  $VOL=0.36\pm0.32$ ).

A gradient of increase from up (S0, S1 and/or S2) to downstream (S3 and/or S4) was apparent for dissolved oxygen ( $F_{3,151}=7.2$ ,  $P<0.000$  and  $F_{4,172}=18.5$ ,  $P<0.000$  for the 1st and 2nd sampling campaign respectively ; (Annexe 5, 5bis and 5ter), oxygen saturation ( $F_{3,151}=12.7$ ,  $P<0.000$  and  $F_{4,172}=43.8$ ,  $P<0.000$ ), water temperature ( $F_{3,151}=172.3$ ,  $P<0.000$  and  $F_{4,172}=69.2$ ,  $P<0.000$ ), and conductivity ( $F_{4,172}=101.9$ ,  $P<0.000$ ) during the second sampling campaign only (Annexe 5bis, 5ter). Finally, during the 2nd sampling campaign current velocity and substrate size demonstrated a significant decrease from up to downstream ( $F_{4,172}=4.7$ ,  $P<0.000$  and  $F_{4,172}=4.6$ ,  $P<0.000$ ).

## 2.3. Response of macroinvertebrate assemblages

### 2.3.1. Abundance, richness and functional diversity

A total of 56,358 macroinvertebrates belonging to 6 groups (Bivalvia, Clitellata, Gastropoda, Insecta, Malacostraca and Trepaxonemata) and 50 families were collected (Annexe 6). A total of 34399 individuals and 47 families from the 13 stations were collected in the first survey and 21959 individuals and 41 families from the 15 stations were collected during the second survey. With 36 families, Insecta represented 75% of the taxonomic richness, and had the highest abundance with 47902 individuals sampled (i.e., 85% of the total). Ephemeroptera was the most abundant (19931) followed by Trichoptera (18898) and Diptera had the highest family richness (11) followed by Trichoptera (10 families).

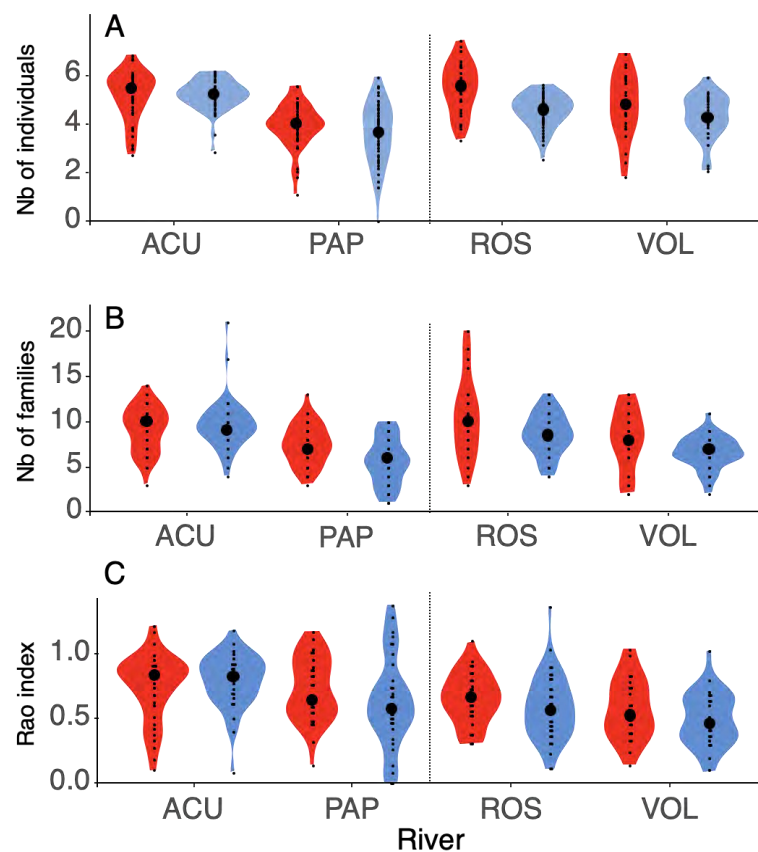


Figure 20. Distribution of abundance (log-transformed) (A), taxonomic richness (B) and functional diversity (C) in each river separated by sampling campaign (n=333).

Macroinvertebrate abundance significantly differed among rivers ( $F_{3,325}=38.8$ ;  $P=0.000$ ), with PAP having the lowest abundance and ROS the highest. The abundance of rivers remained stable across years, except for ROS (Fig. 20A). Taxonomic richness varied significantly among rivers ( $F_{3,325}=26.5$ ;  $P=0.000$ ; Fig. 20B) and post-hoc Tukey tests showed that the taxonomic richness of PAP and ROS

decreased significantly from 1st and 2nd campaign ( $P < 0.02$  and  $0.03$  respectively). ROS had the highest number of families (44) and VOL had the lowest (24). ANOVA showed that there was a significant difference between rivers ( $F_{3,325} = 13.1$ ;  $P < 0.000$ ). ACU and PAP rivers were on average functionally more diverse than ROS and VOL rivers (Fig. 20C).

### 2.3.2. Indicator value

IndVal procedure on the total data showed that 9 families passed the test (Table 6A). Sphaeriidae was a good indicator family of the ROS river conditions. Caenidae occurred in all stations of ROS. Ceratopogonidae was a good indicator family for ACU and ROS whereas Helicopsychidae was a good indicator family of ACU, ROS and VOL rivers. The picture was somewhat different when investigating each campaign separately (Tab. 6a, b).

Table 6. Results of the indicator species analysis. For each of the species having a significant association, we indicate the river combination that obtained the highest correlation (RC), the specificity (A) and the sensitivity (B), the value of the correlation ( $r$ ), and the statistical significance of the association ( $P$ ).

| (a)             |             |       |       |       |       |
|-----------------|-------------|-------|-------|-------|-------|
| Family          | River       | A     | B     | $r$   | $P$   |
| Caenidae        | ROS         | 0.676 | 1     | 0.822 | 0.016 |
| Hydrophilidae   | ROS         | 0.841 | 0.714 | 0.775 | 0.005 |
| Sphaeriidae     | ROS         | 1     | 0.571 | 0.756 | 0.001 |
| Physidae        | ROS         | 0.933 | 0.571 | 0.73  | 0.009 |
| Cochliopidae    | ROS         | 0.824 | 0.571 | 0.686 | 0.014 |
| Ceratopogonidae | ACU+ROS     | 1     | 0.6   | 0.775 | 0.002 |
| Helicopsychidae | ACU+ROS+VOL | 0.948 | 1     | 0.974 | 0.001 |
| Leptophlebiidae | PAP+ROS+VOL | 0.939 | 0.8   | 0.867 | 0.021 |
| Tipulidae       | PAP+ROS+VOL | 0.959 | 0.6   | 0.758 | 0.035 |
| (b)             |             |       |       |       |       |
| Sphaeriidae     | ROS         | 1     | 1     | 1     | 0.008 |
| Physidae        | ROS         | 0.938 | 1     | 0.968 | 0.009 |
| Ceratopogonidae | ROS         | 0.708 | 1     | 0.841 | 0.012 |
| Cochliopidae    | ROS         | 1     | 0.667 | 0.816 | 0.047 |
| Glossiphoniidae | ROS         | 1     | 0.667 | 0.816 | 0.048 |
| Caenidae        | ROS         | 0.629 | 1     | 0.793 | 0.015 |
| Chironomidae    | ROS         | 0.305 | 1     | 0.552 | 0.046 |
| Elmidae         | VOL         | 0.442 | 1     | 0.665 | 0.027 |
| (c)             |             |       |       |       |       |
| Crambidae       | ACU         | 0.783 | 1     | 0.885 | 0.012 |
| Coenagrionidae  | ACU         | 1     | 0.75  | 0.866 | 0.019 |
| Planorbidae     | ACU         | 1     | 0.75  | 0.866 | 0.035 |
| Ceratopogonidae | ACU         | 0.821 | 0.75  | 0.785 | 0.046 |
| Caenidae        | ROS         | 0.788 | 1     | 0.888 | 0.013 |
| Hydrophilidae   | ROS         | 0.853 | 0.75  | 0.8   | 0.046 |
| Leptoceridae    | ACU+ROS     | 1     | 0.75  | 0.866 | 0.028 |
| Tipulidae       | ROS+VOL     | 0.913 | 1     | 0.956 | 0.002 |
| Libellulidae    | ACU+PAP+ROS | 1     | 0.833 | 0.913 | 0.037 |
| Helicopsychidae | ACU+ROS+VOL | 0.947 | 1     | 0.973 | 0.014 |

During the 1st sampling campaign, three families had were specific to ROS river (Sphaeriidae, Cochliopidae, Glossiphoniidae) and five families had a high fidelity within ROS river (Sphaeriidae, Physidae, Ceratopogonidae, Caenidae, Chironomidae) whereas Elmidae had a high fidelity for VOL

(Tab. 6b). During the 2nd sampling campaign, Coenagrionidae and Planorbidae were specific to ACU and Crambidae had a high fidelity within ACU river. Caenidae had a high fidelity within ROS. Leptoceridae and Libellulidae were specific to ACU and ROS river respectively, and Tipulidae and Helicopsychidae had a high fidelity for ACU, PAP and ROS rivers and for ACU, ROS and VOL rivers.

### 2.3.3. Taxa composition

NMDS provided a fairly good representation of stations into two dimensions (Stress=0.112; Fig. 21A). The first NMDS dimension (NMDS1) demonstrated a significant difference between rivers (ANOVA,  $F_{3,28} = 9.5$ ,  $P < 0.000$ ). Post-hoc Tukey's tests showed that PAP communities were significantly separated from ACU ( $P < 0.002$ ) and from ROS ( $P < 0.002$ ). In addition, sampling campaigns significantly differed from each other along NMDS1 (ANOVA,  $F_{1,28} = 6.1$ ,  $P < 0.025$ ). The second NMDS dimension (NMDS2) demonstrated no significant difference between rivers (ANOVA,  $F_{3,28} = 0.6$ ,  $P > 0.620$ ) or sampling campaign (ANOVA,  $F_{1,28} = 2.1$ ,  $P > 0.165$ ). In contrast, the upstream-downstream gradient was apparent (ANOVA,  $F_{3,28} = 10.3$ ,  $P < 0.000$ ). Post-hoc Tukey tests showed that communities from station S1 differed significantly from communities of station S3 ( $P < 0.005$ ) and S4 ( $P < 0.000$ ) and that communities from station S2 differed significantly from communities of station S4 ( $P < 0.020$ ) (Fig. 21A).

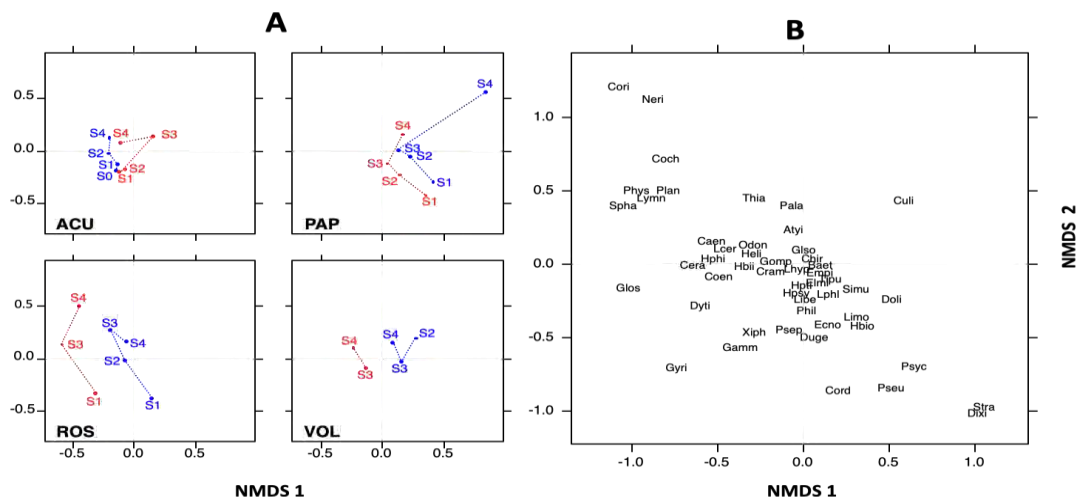


Fig. 21. Results of a NMDS performed on the fauna matrix with (A) positions of sites along the first two NMDS dimensions separated by river (ACU: Acul, PAP: Port-à-Piment, ROS: Roseau, VOL: Voldrogue; 1st sampling year in red, 2nd sampling year in blue) and (B) positions of taxa (acronyms available in Annexe 6).

Plotting trait categories at the weighted average of NMDS dimensions demonstrated some trends by separating scrapers and piercers from other feeding habits, in correlation with FPOM and microphytes

food types, low flexibility, spherical shape, plastron respiration and potential burrowing behavior which seemed to be rather associated with the ROS stations (Fig. 22).

Table 7. Results of the test showing the between trait category variance (delta) and the associated probability ( $P$ ) for the first and second NMDS dimension (noted NMDS1 and NMDS2 respectively).

| Trait              | NMDS1 |       | NMDS2 |       |
|--------------------|-------|-------|-------|-------|
|                    | delta | $P$   | delta | $P$   |
| Food types         | 0.326 | 0.465 | 0.544 | 0.048 |
| Feeding habits     | 0.523 | 0.478 | 0.615 | 0.187 |
| Respiration        | 0.752 | 0.108 | 0.619 | 0.341 |
| Size               | 0.381 | 0.924 | 0.705 | 0.291 |
| Body flexibility   | 0.866 | 0.162 | 0.836 | 0.329 |
| Body form          | 0.866 | 0.175 | 0.836 | 0.339 |
| Substrate relation | 0.639 | 0.174 | 0.608 | 0.22  |

At the other end, organisms with highly flexible, streamlined, spiracle-breathing and temporarily attached to the substrate tend to be more prominent in the PAP stations (Fig. 22). However, these trends were hardly supported by statistical tests and only the food types demonstrated significant separation along NMDS2 (Table 7). According to the interpretation made above about NMDS2, it suggests that feeding habits types were separated along the upstream downstream gradient with scrapers and piercers dominating the downstream stations and shredders, collectors and predators being more prominent in the station upstream.

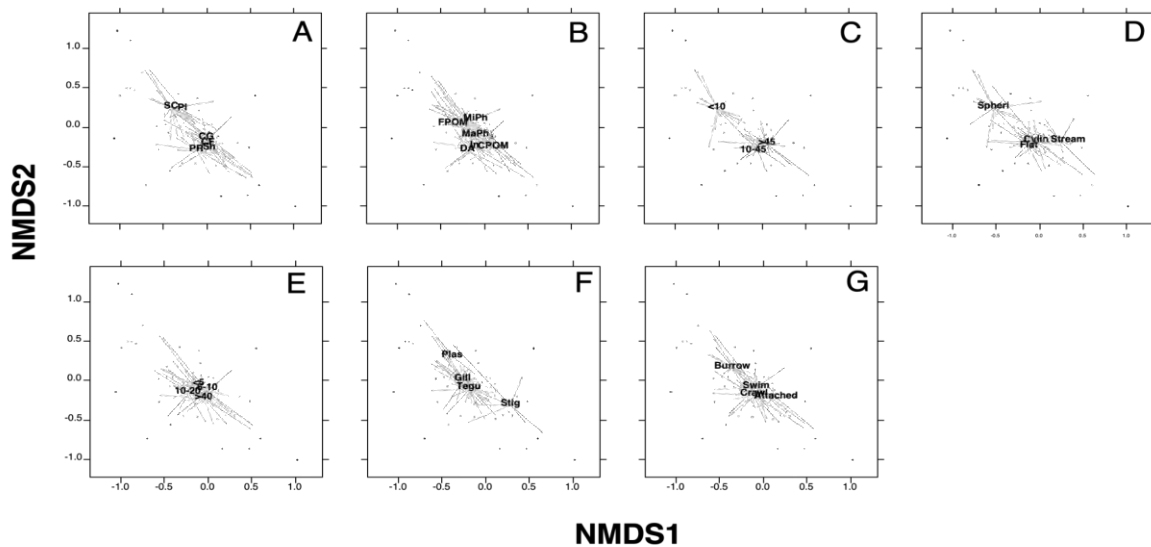


Figure 22. Biological traits superimposed upon the first-two dimensions of a NMDS performed on the fauna matrix. Labels (see acronyms in Table 5) are positioned at the weighted average of NMDS taxon scores (dots) provided in Fig. 22B. A. Feeding habits; B. Food types; C. Body flexibility; D. Body form; E. Maximal body size; F. Respiration types; G. Mobility and substrate relation.

### 2.3.4. Influence of environmental variables on taxa composition.

Fitting environmental variables on the NMDS ordination allowed us to indicate which variables drove the taxa composition observed in Fig. 21. Dissolved oxygen (DOX; Table 8), depth (DEP) and coefficient of variation in precipitation (PCV) were main drivers that explained the opposition between PAP and ROS communities.

Table 8. Relative contributions of the physical and chemical variables to the NMDS ordination (with NMD1 and NMDS2 as the 1st and 2nd NMDS ordination respectively, arranged by decreasing NMDS1 coordinates ( $R^2$ , squared correlation coefficient;  $P$  simulated probability, i.e., statistical significance of  $R^2$  for each variable; ns:  $P > 0.05$ ; CON, electrical conductivity; DEP, depth; DOX, dissolved oxygen; GRA, grain size diversity; PCV, coefficient of variation in rainfall; pH, pH; TEM, water temperature; VEL, current velocity).

|     | $R^2$ | $P$   | NMDS1 | NMDS2 |
|-----|-------|-------|-------|-------|
| DOX | 0.491 | 0.001 | -0.89 | -0.45 |
| DEP | 0.452 | 0.001 | -0.87 | -0.49 |
| GRA | 0.221 | 0.043 | -0.68 | 0.73  |
| TEM | 0.614 | 0.001 | 0.1   | -0.99 |
| CON | 0.094 | ns    | 0.21  | -0.98 |
| VEL | 0.371 | 0.004 | 0.44  | 0.9   |
| pH  | 0.05  | ns    | 0.59  | -0.81 |
| PCV | 0.301 | 0.015 | 0.98  | -0.2  |

In addition, differences in taxa composition along the NMDS 2 were associated with differences in temperature (TEM), velocity (VEL; Table 8). Substrate diversity was associated with both NMDS dimensions (GRA; Table 8).

### 2.3.5. Trait composition and ecosystem function

The proportion in individuals having a given trait category differed among rivers for seven of them (Table 9).

Tableau 9. Mean proportions of individuals and standard deviation having trait categories significantly differing between rivers ( $P < 0.05$ ). (F, value of F test, P, associated probability; \* indicates rivers having a significance post-hoc Tukey test ( $P < 0.05$ )).

|                    | F | P    | ACU          | PAP          | ROS          | VOL          |
|--------------------|---|------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Sedi               | 5 | 0.01 | 0.04 ± 0.00  | 0.06 ± 0.02* | 0.05 ± 0.01  | 0.06 ± 0.01* |
| Plastron           | 7 | 0    | 0.01 ± 0.01* | 0.02 ± 0.01* | 0.02 ± 0.01  | 0.04 ± 0.01* |
| Size>5-10 mm       | 6 | 0    | 0.43 ± 0.04  | 0.56 ± 0.07* | 0.48 ± 0.08  | 0.54 ± 0.09* |
| Size>40mm          | 6 | 0    | 0.12 ± 0.02  | 0.08 ± 0.03* | 0.09 ± 0.02  | 0.06 ± 0.03* |
| Flexibility>45°    | 5 | 0.01 | 0.45 ± 0.04  | 0.53 ± 0.05* | 0.40 ± 0.10* | 0.43 ± 0.07  |
| Streamlined        | 6 | 0.01 | 0.10 ± 0.02  | 0.13 ± 0.03* | 0.09 ± 0.02* | 0.11 ± 0.02  |
| Temporary attached | 6 | 0    | 0.15 ± 0.02* | 0.16 ± 0.04* | 0.10 ± 0.04* | 0.13 ± 0.01  |

In the PAP river, sediment deposit consumers, small-size individuals, high body flexibility, streamlined body shape and temporary attachment were more frequent whereas plastron breathing and large-size individuals were less frequent (Table 9).

There was no statistically significant difference in any of the ecosystem functioning metrics during the 1st sampling campaign (Table 10a). ACU, ROS and VOL rivers appeared as dominated by autotrophic processes and to have stable substrates (Table 10a). In contrast, during the 2nd sampling campaign, the three metrics significantly differed between rivers (Table 10b). The ROS river was dominated by heterotrophic processes whereas in the VOL river autotrophic processes were prominent. Substrate stability was significantly lower in The PAP and ROS river in comparison with the VOL river (Table 10b). The CPOM/FPOM ratio was extremely low in both campaigns suggesting few allochthonous inputs from the riparian area.

Tableau 10. Values of FFG ratio metrics in each river for the first (a) and second (b) sampling campaigns (PRR=P/R ratio, PRR >0.75, i.e. considered as autotrophic in bold; SUS=substrate stability, SUS>0.5, i.e. considered stable substrate in bold ; CPO=CPOM/FPOM ratio; \* indicates rivers having a significance post-hoc Tukey's test (P<0.05)).

|          | (a)                  |                      |               |          | (b)                   |                       |                |          |
|----------|----------------------|----------------------|---------------|----------|-----------------------|-----------------------|----------------|----------|
| River    | PRR                  | SUS                  | CPO           | <i>n</i> | PRR                   | SUS                   | CPO            | <i>n</i> |
| ACU      | <b>1.200 ± 0.800</b> | <b>1.080 ± 0.930</b> | 0.000 ± 0.000 | 4        | <b>0.800 ± 0.470</b>  | <b>0.695 ± 0.520</b>  | 0.001 ± 0.001* | 4        |
| PAP      | 0.140 ± 0.095        | 0.170 ± 0.085        | 0.004 ± 0.003 | 4        | 0.440 ± 0.715         | 0.460 ± 0.735*        | 0.000 ± 0.000* | 4        |
| ROS      | <b>1.835 ± 1.850</b> | <b>0.600 ± 0.500</b> | 0.001 ± 0.002 | 3        | 0.185 ± 0.235*        | 0.185 ± 0.145*        | 0.001 ± 0.000* | 4        |
| VOL      | <b>1.710 ± 2.105</b> | <b>1.150 ± 1.300</b> | 0.000 ± 0.000 | 2        | <b>2.240 ± 1.590*</b> | <b>2.260 ± 1.565*</b> | 0.006 ± 0.002* | 3        |
| F        | 1.3                  | 1.1                  | 2.1           |          | 4.5                   | 4.2                   | 13.9           |          |
| <i>P</i> | ns                   | ns                   | ns            |          | 0.028                 | 0.033                 | 0              |          |

### 3. Discussion

Our hypotheses were partially supported because the high variation in precipitation between rivers implied (i) a significant decrease in the abundance, and the taxonomic and functional diversity (ii) a significant modification of the taxa composition, which was unexpectedly not linked to resistance or resilience traits (iii) a change in productivity and substrate stability associated to a change in the balance between FFG across years.

#### 3.1. Variables driving the invertebrate responses

Comparative analysis of environmental variables showed that the ROS stations, with the more oxygenated waters had a higher abundance and family richness in comparison to the less oxygenated



rivers as expected (Kohlmann et al., 2021; Ferreira et al., 2014) (PAP). It seems that the good oxygenation in the ROS stations also compensated for the potential negative effect associated with higher water depth as reported in rivers in Brazil, Chile and Argentina (Ferreira et al., 2014; Oyanedel et al., 2008; Moya et al., 2009), probably because water turbidity in the studied haitian river was close to 0. In contrast, the stations in PAP had a lower oxygenation, despite a higher velocity and lower substrate size and diversity, which may explain its lower abundance and family richness. Therefore, we could conclude that oxygenation, velocity, substrate and depth are the main environmental variables that influence the abundance and richness in haitian rivers.

Despite its lower abundance and possibly its lower family richness, the PAP river had a higher functional diversity compared to ROS and VOL rivers. Low functional diversity despite high richness may suggest some trait dominance that may be associated with higher redundancy and trait convergence, which to our knowledge has been demonstrated only for marine fish Halpern & Floeter (2008). In contrast, the exposure of PAP stations to precipitation variations may involve the selection of a range of different traits adapted to flood and drought (Heino and Tolonen, 2017 ; McGill et al., 2006).

ROS and PAP rivers also demonstrated differences in their taxonomic composition ROS and along the altitudinal gradient of the four rivers. This biological difference between ROS and PAP was again associated with differences in water depth, dissolved oxygen, and exposure to precipitation variations and partly to substrate diversity. The altitudinal gradient expectedly demonstrated lower temperature (Jacobsen et al., 1997) and swifter current velocity upstream, and partly higher substrate diversity, which reflects the degree embeddedness (Gordon et al., 2004).

### ***3.2. Ecological preferences of haitian families***

Certain families, such as Neritidae and Corixidae, dominated downstream of ROS whereas Dixidae and Stratiomyidae were prominent upstream. Corixidae and Neritidae are known for their preferences for low velocity, being resistant to lower oxygenation in the tropical islands of the Philippines (Forio et al., 2017). Likewise, Dixidae was described as tolerant families (Tampo et al., 2022 ; Ivanković et al., 2019) with an affinity for high velocity and Stratiomyidae preferred small streams with moderate oxygen concentration and conductivity (Lock et al., 2013), which consistently conformed to the local physical and chemical conditions observed in the PAP river.

The analysis of indicator values identified families that were specific or had a high fidelity to each river and made it possible to discriminate the habitat conditions necessary for these families. ROS was characterized by a diversity of indicator families with different ecological preferences. The specific

presence of three mollusks (Sphaeriidae, Cochliopidae, and Physidae) may be associated by the higher conductivity and water depth of water and by the lower velocity observed in the ROS river, which are factors known to be responsible for the presence of molluscs in freshwater (Forio et al., 2017 ; Duft et al., 2007). In the tropical islands of the Philippines, Physidae have been identified as tolerant to low oxygenation (Forio et al., 2017) as well as Neritidae which have been found only in ROS. The ROS river was characterized by other indicator families such as Ceratopogonidae, which are generally found in the lentic environment of the Neotropical (Borkent & Spinelli, 2007), Leptoceridae recognized as a good indicator of the water quality (Gutiérrez et al., 2002), Glossiphoniidae (specific) also preferring lentic conditions (Rodier et al., 2009; Kazanci et al., 2015), Caenidae known to be tolerant to severe conditions (Firmiano et al., 2017 in Brazil; Tripole et al., 2007 in Argentina) and also adapted to a lentic environment. Chironomidae have been shown to prefer lentic waters but also regularly occur in slowly flowing rivers (Brabec et al., 2007). Such a diversity of indicator families informs about the existence of a potential higher diversity of habitats in the ROS river in connection with the greater macroinvertebrate abundance and family richness. The river with low oxygenation, depth and high exposure to precipitation variations shared one single indicator family (Libellulidae) with two other rivers. This may be due to the high tolerance of this family as observed elsewhere (Tampo et al., 2021; Rodier et al., 2009).

The sharing of family indicators of ACU and VOL with the other rivers may reflect the intermediate environmental conditions of these two rivers in terms of oxygenation and hydrology. Helicopsychidae, family indicator of the ACU, ROS and VOL rivers, is a cosmopolitan family of caddisflies, which generally indicates water quality (Mahan et al., 2015) whereas Libellulidae, the only indicator family in the PAP river, is known to be tolerant (Tampo et al., 2021 ; Rodier et al., 2009), and may reflect the more severe environmental conditions encountered in this river.

### ***3.3. Trait composition and ecosystem function***

While these trends were not statistically significant probably due to a lack of statistical power, the predominance of spherical, less flexible and burrowing organisms in more lentic conditions that we observed is close to the pattern described by Tomanova and Usseglio (2007) in Bolivian streams of . Similarly, the tendency for PAP communities to be dominated by highly flexible, streamlined, temporarily attached to the substrate reflects the local environmental conditions of environmental v represent morphological adaptation in response to high velocity (Tomanova & Usseglio, 2007) and breathing through the spiracles is associated with oxygenation (Statzner & Bêche, 2010).

Only food types significantly separated communities along the altitudinal gradient with organisms consuming FPOM and microphytes found downstream and organisms consuming CPOM occurring upstreams. Similarly, though not statistically significant, feeding habits separated organisms being scrapers and piercers downstream from shredders and collector gatherers upstream in accordance with the RCC (Vannote et al., 1980). However collector gatherer was seen as the main FFG all along these haitian streams. Nevertheless, as a limit of our study, we cannot avoid that our trait database was built at the family level whereas Tomanova & Usseglio (2007), from whom we extracted most of our trait data had used the genus level and have expressed their doubts about using such low taxonomic resolution whereas temperate researchers used the species resolution.

Finally, surrogates for streams ecosystem functions demonstrated the very low CPOM/FPOM ratio suggesting the quasi-absence of shredders and the potentially low allochthonous contribution (Wantzen & Wagner, 2006). Heterotrophic processes and substrate instability dominated in the PAP river as generally observed in case of disturbance (Merritt et al., 2002). While the ACU and VOL rivers remained stable in their level of autotrophy and substrate stability, the ROS river demonstrated a decrease in both surrogates. This may be attributed to spates that occurred before the second sampling campaign which renewed the substrate and removed the biofilm turning the river from autotrophic to heterotrophic processes (Biggs et al., 1999). However, the conclusions of this assessment on the stream functioning in the RBH must be drawn with caution since these evaluations were done using FFGs taken from the neotropical literature, some of which assigned neotropical taxa to their temperate counterparts (e.g., Ramirez et al., 2014) or quantified gut content of individuals to assign them to FFGs (Tomanova and Usseglio, 2007).

### ***3.4. Outlook***

In conclusion, our results showed that the four haitian rivers sampled in the RBH differ in abundance, taxonomic and functional diversity. These differences are related to the difference in local environmental conditions (dissolved oxygen, flow velocity, substrate size, temperature and water depth) resulting from differences in exposure to precipitation variations between streams and stations. The lower abundance and possible "family richness" vs greater functional diversity of the most exposed to rainfall variations resulted from the effects of small-scale variations in environmental conditions in tropical islands and emphasize the importance of surveying the composition and functioning of such reduced ecosystems in order to better anticipate how communities will be able to cope with global change.



***Chapitre 5.***  
***Etude préliminaire du régime trophique des***  
***insectes des cours d'eau de la RBH***



Les insectes aquatiques jouent un rôle fondamental dans les réseaux trophiques fluviaux en assurant le lien entre les ressources alimentaires de base (litière des feuilles, plantes aquatiques et détritus) et les niveaux trophiques supérieurs (poissons, amphibiens) (Wallace & Webster, 1996). En consommant la litière (CPOM pour “Coarse Particulate Organic Matter”), les insectes broyeurs (“shredders”) produisent de la matière organique particulaire fine (FPOM pour “Fine Particulate Organic Matter”) qui sera par la suite consommée par les détritivores (Heard & Richardson, 1995). Ces derniers incorporent ainsi du carbone allochtone et des nutriments dans la biomasse animale (Chung & Suberkropp, 2009 ; Cummins, 1974) et les rendent disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs (Wallace et al., 1997 ; Fig. 23).

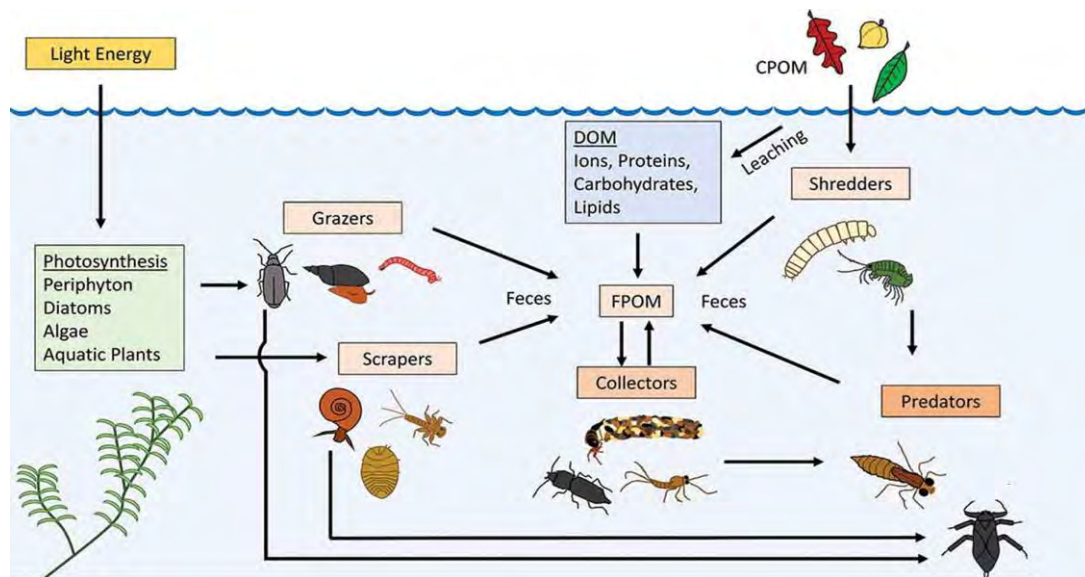


Figure 23. Réseau trophique dans les écosystèmes lotiques en milieu tempéré (d'après Carroll et al., 2019).

Dans tous les écosystèmes aquatiques, les insectes sont le groupe d'organismes le plus important tant en nombre d'espèces (entre 60 à 80% de toutes les espèces animales aquatiques ; Dijkstra et al., 2014) qu'en abondance et dominent généralement la structure trophique (Staniczek, 2011 ; Wallace et al., 1987). C'est donc un groupe taxonomique d'intérêt pour la compréhension du fonctionnement des cours d'eau, en termes de circulation de l'énergie et de la matière dans les réseaux trophiques (Yule, 1996 ; Chará-Serna et al., 2010 ; Cummins, 1973). Pour s'accaparer de la nourriture disponible dans leur environnement, les insectes ont développé de nombreuses adaptations morphologiques de leurs pièces buccales et se sont montrés opportunistes en ingérant une large variété de nourritures disponibles dans leur environnement (Hynes, 1970 ; Cummins, 1973 ; Lamberti & Moore, 1984 ; Allan, 1995 ; Mihuc & Minshall, 1995). Basé sur le type et la taille des particules ingérées (CPOM/FPOM, périphyton, biofilm et proies vivantes) et le mode d'alimentation (broyeurs, collecteurs, brouteurs de périphyton, racleurs de substrats et prédateurs ; Cummins, 2016 ; Fig.18), l'approche fonctionnelle trophique initialement proposée pour les cours d'eau de milieu tempéré

propose de regrouper les insectes aquatiques en groupes fonctionnels trophiques (Merritt et al., 2008 ; Cummins, 1964, 1988, 1993 ; Cummins & Klug, 1979 ; ).

Dans les cours d'eau tropicaux, les études de caractérisation trophique ont généralement assigné les taxons aux groupes fonctionnels trophiques développés en milieux tempérés en postulant que l'approche fonctionnelle était indépendante des contraintes taxonomiques et régionales. Cependant, certains auteurs ont montré que le fonctionnement des cours d'eau variait selon la situation géographique (Reynaga & Rueda, 2014 ; Chará-Serna et al., 2012 ; Motta & Uieda, 2004). L'assignation des taxons des rivières tropicales au FFGs des milieux tempérés peut donc être entachée d'erreurs (Camacho et al., 2009). Certaines études ont porté surtout sur l'identification et la quantification des éléments du contenu stomacal des organismes (Tomanova et al., 2006 ; Chará-Serna et al., 2010, 2012) pour les assigner aux groupes fonctionnels trophiques alors qu'à sa conception, Cummins (1973) avait suggéré la prise en compte du régime alimentaire des organismes et de l'adaptation de leurs pièces buccales pour assigner un taxon à un groupe fonctionnel trophique.

De plus, contrairement aux milieux tempérés où la chute des feuilles se produit de manière synchrone à l'automne et est suivie d'une période de pré-digestion microbienne dans le sol de manière ininterrompue par les précipitations (Webster & Benfield, 1986), en zone tropicale, la chute des feuilles a lieu sur de courtes périodes (Stout, 1980). Riches en composés secondaires les rendant peu palatables, ces feuilles peuvent atteindre les rivières par les eaux de ruissellements des pluies et être consommées par les invertébrés sans être prédigérées par les microbes du sol (Gonçalves et al., 2007 ; Larned, 2000 ; Irons et al., 1994). Le mode de décomposition des feuilles dans les cours d'eau tropicaux peut donc être différent de celui des cours d'eau tempérés.

De plus, la majorité des études menées sur les groupes fonctionnels trophiques en climat tropical ont montré que les déchetiques étaient absents ou rares et que la décomposition de la litière des feuilles était majoritairement assurée par des activités microbiennes accélérées par la température élevée (Goncalves et al., 2007). Dans une analyse comparative du contenu stomacal d'invertébrés aquatiques menée dans les cours d'eau tropicaux en Australie et au Panama, Camacho et al. (2009) ont trouvé que les déchetiques étaient abondants dans les deux régions mais que leur abondance et leur diversité le long des cours d'eau étaient différentes entre les deux régions. En Australie, les déchetiques étaient plus diversifiés en haute altitude alors qu'au Panama, ils étaient plus abondants à basse altitude. La dominance des déchetiques à l'amont des cours d'eau boisés continentaux est due au fait qu'après la chute des feuilles, elles restent entassées à l'amont avant d'être fragmentées. Il est donc



recommandé d'identifier les broyeur-déchiqueteurs par l'analyse de leur contenu intestinal. Les taxons désignés comme déchiqueteurs dans les régions tempérées appartiennent en grande partie à l'ordre des Trichoptères et des Plécoptères, lesquels ont généralement évolué dans les cours d'eau présentant des températures basses (Hynes, 1970). Compte-tenu des températures plus élevées en zone tropicale, il se pourrait que la décomposition de la litière soit assurée par d'autres groupes d'insectes. Les Plécoptères sont d'ailleurs absents des Caraïbes, à l'exception des îles Trinidad et Tobago qui contiennent chacune une espèce (Cinéas & Dolédec, 2022).

Comme évoqué dans l'introduction générale, l'insularité d'Haïti et son origine volcanique lui confèrent une grande hétérogénéité topographique. Les cours d'eau de montagne qui s'y écoulent sont caractérisés par des courants torrentiels du fait de leur exposition aux imprévisibles tempêtes tropicales. Ce qui fait que, non seulement les eaux de ruissellement de pluies peuvent entraîner la litière dans les cours d'eau sans avoir été prédigérée par les bactéries du sol, mais aussi le courant peut limiter l'entassement des feuilles à l'amont. En tant que pays insulaire, la colonisation par des espèces migrantes se fait par l'adaptation aux nouvelles conditions environnementales. Les insectes aquatiques ont pu subir des adaptations dans leur régime alimentaire et/ou dans la morphologie de leurs pièces buccales pour se nourrir et assurer leur fonction écologique.

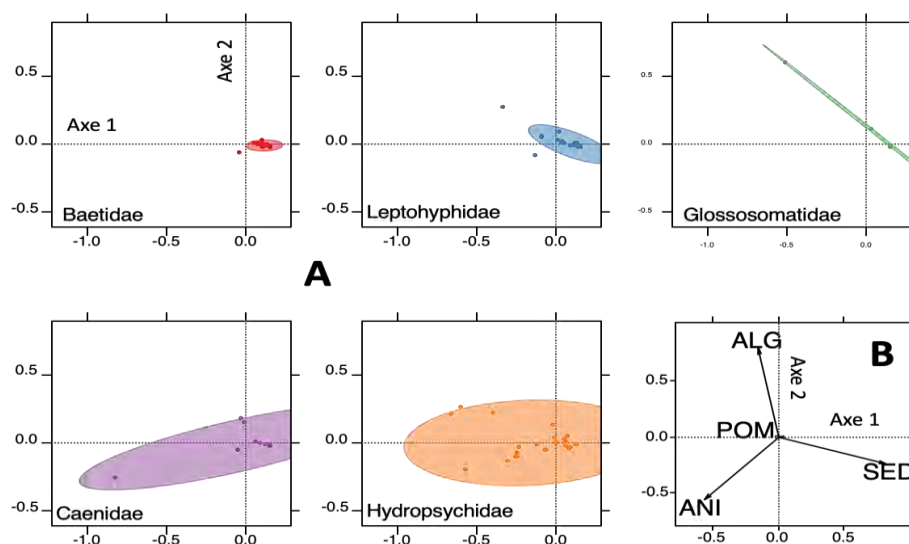
## ***1. Analyse des contenus intestinaux***

Les éléments du contenu intestinal de 93 individus appartenant aux familles des Baetidae, Caenidae, Leptohyphidae, Glossosomatidae et Hydropsychidae ont pu être analysés. L'ANOVA de chaque item alimentaire par rapport aux 5 familles étudiées ne montre pas de différence significative pour la matière organique particulaire (MOP,  $P > 0.55$  ; Tab. 11). Par contre les familles sont significativement discriminées par leur consommation en algues (ALG,  $P < 0.005$ ), en tissus animaux (ANI,  $P < 0.000$ ) et en sédiments (SED,  $P < 0.000$ ) (Tab. 11).

**Tableau 11.** Contenu intestinal moyen (%  $\pm$  écart-type, n= 92) pour les 4 items alimentaires (ALG, Algues ; ANI, tissu animal ; MOP, matière organique particulaire ; SED, sédiment) et les 5 familles sélectionnées, et résultats des ANOVAs et test de Tukey.

| Familles        | Effectifs | MOP           | ALG             | ANI             | SED             |
|-----------------|-----------|---------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Baetidae        | 23        | 3.3 $\pm$ 4.1 | 0.4 $\pm$ 1.0   | 0.7 $\pm$ 2.8   | 95.7 $\pm$ 4. 6 |
| Leptohyphidae   | 31        | 5.7 $\pm$ 9.4 | 1.0 $\pm$ 3.9   | 0.7 $\pm$ 3.7   | 92.5 $\pm$ 12.2 |
| Glossosomatidae | 5         | 2.9 $\pm$ 6.4 | 13.9 $\pm$ 24.8 | 0.0 $\pm$ 0.0   | 83.2 $\pm$ 31.0 |
| Caenidae        | 13        | 2.6 $\pm$ 3.8 | 2.8 $\pm$ 6.8   | 13.5 $\pm$ 30.6 | 81.1 $\pm$ 28.8 |
| Hydropsychidae  | 21        | 3.8 $\pm$ 5.3 | 5.3 $\pm$ 9.6   | 16.4 $\pm$ 20.3 | 69.7 $\pm$ 28.1 |
| F               |           | 0.8           | 4.1             | 5.2             | 6.0             |
| P               |           | >0.550        | 0.005           | 0.000           | 0.000           |
| Tukey test      |           | -             | Baet<Glos       | Baet<Hyps       | Hyps<Baet       |
|                 |           | -             | Lept<Glos       | Lept<Hyps       | Hyps < Lept     |

L'ACP inter-classes a permis de discriminer les familles en fonction des particules dominantes ingérées (Fig. 24).



Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 98.8% de la variance inter-classe et discriminent de manière significative les familles sur la base de leur consommation dans les 4 items alimentaires (Test de Monte-Carlo,  $R^2=0.183$ , P-simulée<0.003).

L'axe 1 qui représente la plus grande part de la variance (91.2%) oppose les familles qui se nourrissent principalement de sédiment auquel s'ajoute de la MOP en faible quantité (Baetidae et Leptohyphidae ; Fig 24A) et celles qui se consomment du tissu animal, de la MPO et des sédiments (Caenidae et Hydropsychidae) tandis que suivant l'axe 2 (7.6% de la variance) les organismes mangeurs d'algues et de sédiment se singularisent (Glossosomatidae) (Fig. 24A). On note une variabilité relativement faible chez les Baetidae et les Leptohyphidae. Par contre les Glossosomatidae, Caenidae et les Hydropsychidae présentent une plus forte variabilité du régime alimentaire (Fig. 24A).

## 2. Analyse de la morphologie des pièces buccales

Pour les 92 individus dont nous disposons du contenu intestinal (1 individu éliminé par absence de contenu), l'ANOVA des mesures de pièces buccales montre une différence significative entre les familles pour les Mandibules (Md) et le Labre (Lb) (Tab. 12).

Tableau 12. Largeur moyenne des mandibules (MdW) droite (R) et gauche (L) (mm  $\pm$  écart-type, n= 92) et du labre (LbW), longueurs moyennes des mandibules (MdW) droite (R) et gauche (L) et du labre (LbL) et les 5 familles sélectionnées, et résultats des ANOVAs et test de Tukey.

| Familles        | Effectif | MdWR                | MdWL                | MdLR                | MdLL                | LbW                 | LbL                    |
|-----------------|----------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|------------------------|
| Baetidae        | 23       | 0.205 $\pm$ 0.052   | 0.210 $\pm$ 0.053   | 0.421 $\pm$ 0.067   | 0.422 $\pm$ 0.061   | 0.214 $\pm$ 0.038   | 0.168 $\pm$ 0.035      |
| Leptohyphidae   | 31       | 0.190 $\pm$ 0.031   | 0.193 $\pm$ 0.045   | 0.399 $\pm$ 0.094   | 0.398 $\pm$ 0.075   | 0.251 $\pm$ 0.040   | 0.132 $\pm$ 0.021      |
| Glossosomatidae | 5        | 0.080 $\pm$ 0.020   | 0.076 $\pm$ 0.021   | 0.138 $\pm$ 0.026   | 0.124 $\pm$ 0.043   | 0.148 $\pm$ 0.016   | 0.088 $\pm$ 0.011      |
| Caenidae        | 13       | 0.212 $\pm$ 0.050   | 0.203 $\pm$ 0.056   | 0.335 $\pm$ 0.094   | 0.338 $\pm$ 0.079   | 0.252 $\pm$ 0.058   | 0.122 $\pm$ 0.035      |
| Hydropsychidae  | 21       | 0.296 $\pm$ 0.031   | 0.276 $\pm$ 0.092   | 0.370 $\pm$ 0.132   | 0.366 $\pm$ 0.126   | 0.478 $\pm$ 0.160   | 0.233 $\pm$ 0.078      |
| F               |          | 14.0                | 12.5                | 10.9                | 13.5                | 36.0                | 22.4                   |
| P               |          | <8.10 <sup>-9</sup> | <5.10 <sup>-8</sup> | <4.10 <sup>-7</sup> | <2.10 <sup>-8</sup> | <8.5 <sup>-18</sup> | <9.1.10 <sup>-13</sup> |
| Tukey test      |          | Baet<Hyps           | Baet<Hyps           | Glos<Baet           | Caen<Baet           | Baet<Hyps           | Baet<Hyps              |
|                 |          | Glos<Baet           | Glos<Baet           | Glos<Hyps           | Glos<Caen           | Glos<Hyps           | Caen<Baet              |
|                 |          | Glos<Caen           | Glos<Caen           | Glos<Lept           | Glos<Hyps           | Lept<Hyps           | Caen<Hyps              |
|                 |          | Glos<Hyps           | Glos<Hyps           |                     | Glos<Lept           |                     | Glos<Baet              |
|                 |          | Glos<Lept           | Glos<Lept           |                     |                     |                     | Glos<Hyps              |
|                 |          | Lept<Hyps           | Lept<Hyps           |                     |                     |                     | Lept<Hyps              |

L'ACP inter-classes a permis de discriminer les familles à partir des mesures de pièces buccales. Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 96.9% de la variance inter-classe et discriminent de manière significative les familles sur la base des dimensions de leurs pièces buccales (Test de Monte-Carlo, R<sup>2</sup>=0.453, P-simulée<0.001).

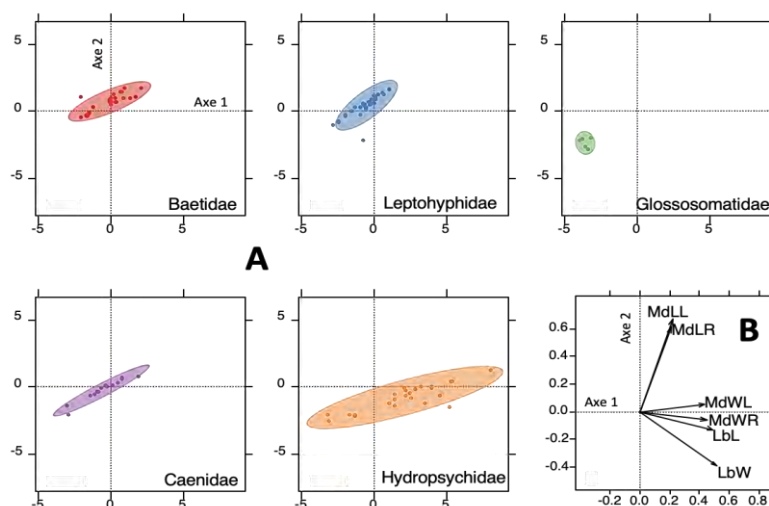


Figure 25 Résultats d'une ACP inter-familles sur les dimensions de la mandibule (Md) et du labre (Lb). A) position des échantillons groupés par famille et B) position des métriques sur les deux premiers axes de l'analyse (MdL ; longueur de mandibule gauche (MdLL) ou droite (MdLR) ; MdW, largeur de mandibule gauche (MdWL) ou droite (MdWR) ; LbL, longueur du Labre ; LbW, largeur du labre).

L'axe 1 qui représente la plus grande part de la variance (73.0%) isole les Glossomatidae présentant globalement de plus faibles valeurs que les autres familles et montre que les Hydropsychidae ont globalement une largeur de mandibule et une taille de labre plus importantes (Fig. 25A). L'axe 2 (23.9% de la variance) sépare les Baetidae et Leptohyphidae et les organismes mangeurs d'algues se singularisent (Glossosomatidae) (Fig. 25A). On note une variabilité relativement faible chez les Baetidae et les Leptohyphidae présentant des mandibules plus longues (Fig. 25A).

Le couplage entre les contenus stomacaux et les mesures des pièces buccales à l'aide d'une analyse de co-inertie montre un lien significatif entre individus ( $RV= 0.175$  ;  $P\text{-simulée} < 0.001$ ). Enfin, L'analyse de co-inertie inter-famille montre un lien important entre les deux modes d'appréhension du régime alimentaire ( $RV=0.523$ ). Ce lien étroit se matérialise par la longueur des flèches reliant les positions des deux jeux de coordonnées issus de l'analyse de co-inertie inter-familles (Fig. 26A).

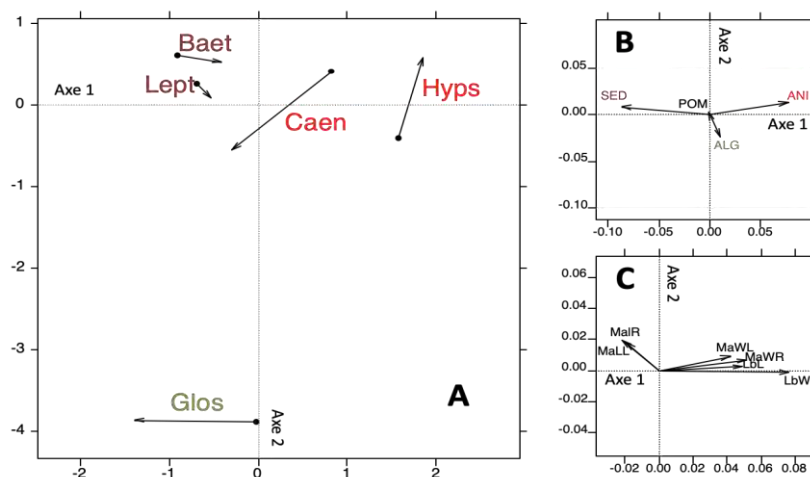


Figure 26. Résultats d'une analyse de co-inertie inter-familles montrant (A) la position des familles (Baet, Baetidae ; Caen, Caenidae ; Lept, Leptohiphidae ; Glos, Glossosomatidae ; Hyps, Hydropsychidae ; le début des flèches correspond à la position des familles vue par les items alimentaires et la fin des flèches correspond à la position des familles vue par les mesures de pièces buccales), (B) les coordonnées des items alimentaires, et (C) les coordonnées des métriques de pièces buccales.

Les familles peuvent être mis en trois catégories : 1) Baetidae et Leptohiphidae, 2) Hydropsychidae et Caenidae, et 3) Glossosomatidae.

### 3. Détermination du régime alimentaire des familles étudiées

Les résultats des analyses du contenu intestinal montrent une grande variabilité dans le régime alimentaire entre familles d'insectes étudiées et entre les items alimentaires consommés par les Hydropsychidae et les Caenidae. Il en est de même pour les pièces buccales, la variabilité dans la morphologie est faible pour les Baetidae et les Leptohiphidae, voire très faible pour les Glossosomatidae mais importante pour les Caenidae et les Hydropsychidae. La prise en compte conjointe de ces mesures (contenu intestinal et mesures des pièces buccales) conduirait à l'identification de trois groupes trophiques: (1) les Glossosomatidae ; (2) les Baetidae et les Leptohiphidae ; (3) les Caenidae et les Hydropsychidae.

A priori, les familles consomment toutes de grandes quantités de sédiments et ont montré une affinité pour la matière organique particulaire. Ce qui est conforme aux résultats des études antérieures menées dans le néotropical (Tomanova et al., 2006, Bolivie ; Tamaris-Turizo et al., ; Colombie). En comparant la proportion des items alimentaires (MOP, ALG et ANI) et en se basant sur l'item dominant ingéré, on pourrait assigner les Baetidae et les Leptohiphidae à des détritivores vu la quantité de MOP qu'ils consomment par rapport aux deux autres items (ALG et ANI). La proportion de végétaux (ALG) consommée par les Glossosomatidae en ferait des herbivores. Les Caenidae pourraient être considérés comme omnivores. Les Hydropsychidae seraient attribuées aux carnivores puisqu'elles consomment

une quantité de sédiment (SED) qui est significativement inférieure à celle consommée par les Baetidae et les Leptohyphidae qu'on considère comme des détritivores et aussi la plus grande quantité de tissu animal (ANI). La variabilité importante observée dans les catégories d'items consommés chez les Caenidae et les Hydropsychidae pourrait être due aux changements de régime ontogénétique comme il a été constaté chez les Plécoptères (Céréghino, 2006) mais qui ne pouvait être pris en compte dans le cadre de notre étude. Elle pourrait traduire aussi une stratégie alimentaire généraliste ou des différences de régime trophique intra-familles.

De plus, concernant la morphologie des pièces buccales, nous avons observé que la dimension de celles-ci ne diffère pas chez les Baetidae et les Leptohyphidae et les mandibules de ces deux familles ont toutes l'aspect de cuillères (voir Fig. 12A et B) avec à l'extrémité des denticules en fourchettes et des *prothesca* en brosses. Les individus s'en servent pour gratter les substrats et collecter les particules organiques ce qui en fait des collecteurs. Les mandibules en cuillères et les denticules fortes et pointues des Caenidae serviraient à capturer les proies éventuelles mais leur *prothesca* en brosses (Fig. 12C) conviennent au raclage de substrat. Les petites mandibules des Glossosomatidae avec des denticules et des *prothesca* fusionnées en une pièce coupante armées de soies rigides (Fig. 12D) suffisent pour brouter les algues. Et finalement, les grandes mandibules des Hydropsychidae avec des denticules et des *prothesca* en fourchettes et un grand labre muni de soies rigides sont des pièces idéales pour capturer et déchirer les proies vivantes chez les prédateurs mais les longues soies latérales du labre conviennent aussi à la collecte des particules (Fig. 12E). La grande variabilité des positions des individus dans l'ACP pour les Caenidae et des Hydropsychidae suggère l'existence de différences dans les dimensions des pièces buccales chez les individus étudiés appartenant à deux familles. Ceci peut être dû à l'effet des différences d'âge (les plus âgés ont de plus grandes mandibules) mais elle peut traduire aussi des différences dans la morphologie des pièces buccales entre les taxons intra-familles.

Ramírez et Gutiérrez-Fonseca (2014) ont assigné l'ensemble des familles d'insectes aquatiques de la zone néotropicale à des groupes trophiques à partir de données résultant des études basées sur les deux aspects critiques des macroinvertébrés : les caractéristiques morphologiques liées à l'obtention des ressources alimentaires (les pièces buccales et les structures associées) et les mécanismes comportementaux. Ils ont assigné les Baetidae, Caenidae et Leptohyphidae aux collecteurs, les Glossosomatidae aux racleurs et les Hydropsychidae aux filtreurs dont certains sont prédateurs ou racleurs. Selon Merritt et Cummins (1996), les collecteurs-rassembleurs se nourrissent de matière organique en décomposition déposée sur le substrat, les collecteurs-filtreurs se nourrissent des particules organiques en suspension dans l'eau tandis que les racleurs se nourrissent d'algues fixées

au substrat et du matériel associé. Les résultats de nos analyses seraient donc en partie conformes aux assignations de Ramírez et Gutiérrez-Fonseca (2014) puisque les Glossosomatidae mesurées par nos soins seraient des racleurs de substrats se nourrissant d’algues fixées et les Baetidae et Leptohyphidae seraient des collecteurs se nourrissant de la matière organique décomposée (MOP) déposée sur le substrat, ce qui expliquerait aussi la quantité plus importante de sédiments dans l’intestin des organismes appartenant à ces trois familles. Bien que nous n’ayons pas retrouvé de spécimens dans les contenus intestinaux, il n’est pas exclu que la méiofaune du sédiment soit une source nutritionnelle pour ces organismes. Ces familles présentent une faible variabilité entre les spécimens observés pour le régime alimentaire et la morphologie des pièces buccales. Or ces familles sont faiblement diversifiées sur l’île puis que seules 2 (*Cariboptila* et *Campsiophora*), 3 (*Cleodes*, *Paracleodes* et *Fallceon*) et 1 genre (*Trichorytodes*) ont été inventoriés à Hispaniola pour les Glossosomatidae, les Baetidae et les Leptohyphidae respectivement (Cinéas et Dolédec, 2022). La faible diversité taxonomique pourrait donc expliquer la faible variabilité dans le régime trophique de ces 3 familles qui seraient plutôt des spécialistes. Toutefois, Baptista et al. (2006) à partir de l’analyse des pièces buccales d’espèces d’Ephéméroptères du Brésil ont assigné les *Cleodes* (Baetidae) aux collecteurs et les *Trichorytodes* (Leptohyphidae) aux racleurs alors que Tomanova et al. (2006) avaient trouvé que les macroinvertébrés des petits cours tropicaux de la Bolivie ont la capacité d’occuper au moins deux niveaux trophiques et ont placé *Cleodes* (Baetidae) entre collecteurs et racleurs, *Fallceon* (Baetidae) entre collecteurs, racleurs et déchiqueteurs et *Trichorytodes* (Leptohyphidae) entre collecteurs et racleurs selon l’ordre de leur affinité. Dans cette même étude, les 4 genres (*Calopsyche*, *Macronema*, *Smicridea*, *Stretopsyche*) inventoriés sur l’île ont été placés entre collecteurs, déchiqueteurs et prédateurs (Tomanova et al., 2006) alors qu’en Colombie, ces mêmes genres ont été trouvés être collecteur généraliste (Chará-Serna et al., 2012), déchiqueteurs (Tamaris-Turizo et al., 2020) ou filtreurs (Serna et al., 2022). Ces quelques rares études basées sur l’examen de contenus intestinaux en zone néotropicale ont assigné les groupes fonctionnels trophiques au niveau du genre (Tamaris-Turizo et al., 2020 ; Chará-Serna et al., 2012 ; Chará-Serna et al., 2010 ; Tomanova et al., 2006). Dans une analyse trophique menée sur trois espèces de *Marilia* (Odontoceridae : Trichoptera) à partir de leur contenu intestinal et de la morphologie de leurs pièces buccales dans des rivières d’Argentine et de Bolivie, Reynaga et Rueda Martín (2013) ont trouvé que ces espèces consommaient les mêmes items alimentaires mais selon des schémas différents et la morphologie de leurs pièces buccales était cohérent à chaque schéma. Ces trois espèces ont été assignées aux prédateurs (*M. cinerea*), aux collecteurs rassembleurs (*M. elongata*) et aux déchiqueteurs (*M. flexuosa*). De ce fait, ils ont recommandé d’assigner des groupes fonctionnels trophiques en travaillant au niveau de l’espèce en zone tropicale.

Cette étude a été menée dans des cours insulaires tropicaux qui sont de petits cours d'eau caractérisés par des courants de types torrentiels et exposés à des variations de précipitations importantes qui induisent des perturbations renouvelant ou déplaçant régulièrement le substrat du fond. Ceci pourrait limiter la rétention de la matière organique à l'amont et dans les sections intermédiaires. Les familles de Caenidae et d'Hydropsychidae consommant une large variété d'items alimentaires se sont montrées généralistes ou opportunistes et la variabilité morphologique de leurs pièces buccales suggère une diversité d'adaptation morphologique à l'intérieur de ces deux familles. Les Hydropsychidae sont connues pour leurs préférences écologiques étroites (vitesse de courant élevées, substrats stables) (Buntha et al., 2020), et les Caenidae ont été échantillonnés dans des habitats lentières présentant de faibles particules en suspension malgré des profondeurs un peu plus grandes. Les espèces d'Hydropsychidae et de Caenidae de la RBH n'ont-ils pas fait un compromis en devenant généralistes pour pouvoir rester dans leur habitat respectif ?

En conclusion, cette étude préliminaire ne nous a pas permis de conclure de manière catégorique sur le régime trophique des familles sélectionnées mais nous a permis de souligner l'importance de la prise en compte des items alimentaires et de la morphologie des pièces buccales dans les études de la structure trophique des rivières tropicales. Elle nous a également permis de déceler d'éventuel changement ontogénétique dans le régime trophique des familles des Caenidae et des Hydropsychidae, mais aussi probablement un certain opportunisme et de comprendre la nécessité d'assigner les groupes fonctionnels trophiques à un niveau taxonomique supérieur (espèces) comme il a été suggéré par Reynaga et Rueda Martín (2013) et par ailleurs de ne pas assigner les taxons tropicaux aux groupes fonctionnels trophiques de leurs homologues tempérés pour caractériser le fonctionnement des cours d'eau insulaires tropicaux.

Une étude élargie à un plus grand nombre d'individus échantillonnés dans différents types d'habitat (type de substrat, de vitesse, de profondeur), tenant compte du stade larvaire et sur un plus grands groupes taxonomiques permettrait d'analyser encore plus finement la structure trophique des cours d'eau insulaires tropicaux et probablement de mieux assigner les taxons à des groupes fonctionnels trophiques pour les cours d'eau de la RBH afin de comprendre la contribution de chaque groupe taxonomique dans le fonctionnement écologique des cours insulaires tropicaux supposé différents de leurs homologues continentaux et tempérés. Camacho et al. (2009) ont suggéré la prise en compte de l'altitude en raison des différences de résultats entre deux régions continentales tropicales (Australie et Panama). Dans le cas des îles tropicales, la prise en compte de l'altitude pourrait s'avérer intéressante en raison de la configuration des petits cours d'eau à forte pente qui influencent directement la distribution des items alimentaires et contraignent l'ajustement des taxons en fonction de leurs exigences trophiques.





## ***Discussion générale et perspectives***



Les cours d'eau tropicaux, majoritairement situés dans les pays du tiers monde, sont exposés à de grandes menaces anthropiques et naturelles mettant en danger leur biodiversité. La configuration topographique des îles tropicales caribéennes (petites îles escarpées et exposées aux cyclones et aux ouragans ainsi qu'à des risques sismiques et d'éruption volcanique élevés) augmente davantage leur vulnérabilité. La connaissance de l'organisation, de la richesse et de la composition taxonomiques et du mode de fonctionnement des communautés ainsi que les effets des changements de l'environnement sur ces écosystèmes est pertinente pour anticiper les effets du changement global et fournir des pistes pour la conservation de ces milieux.

Dans le cadre conceptuel de cette thèse, nous avons évoqué les effets des variables environnementales, géographiques, géologiques et topographiques sur la richesse et la composition spécifiques des communautés de macroinvertébrés benthiques en milieu insulaire et avons souligné l'importance de tester les effets potentiels de ces variables sur la richesse et la composition spécifiques des insectes aquatiques de la région caribéenne d'une part, et sur la structure des communautés de macroinvertébrés et le fonctionnement des petits cours d'eau à l'échelle locale (les cours d'eau de la Réserve Biosphère de la Hotte) d'autre part. Les différentes analyses menées à ces deux niveaux, (régional et local), nous ont permis d'identifier les différents facteurs qui ont contribué à la richesse spécifique, à l'endémisme des insectes aquatiques des îles caribéennes, à la structure des communautés et au mode de fonctionnement des petits cours d'eau haïtiens.

Globalement, à l'échelle régionale, la superficie des îles, l'un des piliers fondamentaux de la théorie de la biogéographie insulaire de McArthur et Wilson (1967) est le principal moteur de la richesse et de l'endémisme alors que l'effet de la distance des îles par rapport aux continents est faiblement significatif. Ce qui pourrait sous-tendre une évolution de longue date et d'une radiation adaptative bien avancée liée à la diversité des niches écologiques et la diversité des habitats (Lake, 1976) des plus grandes îles. Toutefois, la superficie n'a pas d'effet sur les espèces à plus faible capacité de dispersion tandis que l'effet des petites îles a été observé pour ceux-ci. La diversité climatique joue un rôle considérable sauf pour les coléoptères. Les résultats de cette étude attirent notre attention sur le comportement variable des composantes de chaque groupe taxonomique face aux variables testées. Ce qui pourrait refléter la complexité des écosystèmes aquatiques tropicaux insulaires et souligner la nécessité d'une évaluation des réponses des insectes aquatiques par une caractérisation de ces composantes à de très petites échelles pour une meilleure appréhension des résultats et prise de décisions.

A l'échelle locale, les analyses des paramètres climatiques ont permis de caractériser les 4 rivières considérées dans la RBH en cours d'eau plus exposés, moins exposés et moyennement exposés aux variations de précipitations. Nous avons trouvé que ces différences d'exposition impactent les conditions environnementales qui par la suite modifient la structure des communautés et le fonctionnement de ces petits cours d'eau. Le cours d'eau le plus exposé a eu de plus faible abondance et de richesse taxonomique par rapport au moins exposé et a été fonctionnellement plus divers. Des études ont démontré que le fonctionnement d'un écosystème est davantage gouverné par les traits fonctionnels des individus et leur distribution que par leur identité taxonomique, ceux-ci n'étant pas nécessairement corrélés (Naeem & Wright, 2003). La distribution des traits fonctionnels au sein des communautés serait ainsi un meilleur prédicteur des propriétés des écosystèmes. Dans le cas des macroinvertébrés, les traits fonctionnels, notamment les régimes alimentaires, sont importants pour étudier les processus écosystémiques (Gerino, 2003) sur des mesures *in situ* ou sur la base de la littérature. Les différences de régimes alimentaires sur la base des données de la littérature permettent d'explicitier la productivité des petits cours d'eau de la RBH.

Cependant, ces données sont statiques et les résultats obtenus à partir des mesures *in situ* nous ont permis d'avoir une idée de la variabilité dans le mode d'alimentation et le régime alimentaire entre 5 familles de macroinvertébrés benthiques et surtout à l'intérieur d'une même famille. Bien que perfectible, cette étude est originale pour les cours d'eau insulaires caribéens.

Certaines études de la structure trophique des cours d'eau tropicaux ont suggéré que le fonctionnement particulier des cours d'eau tropicaux serait lié aux composés chimiques secondaires qui rendraient les feuilles récalcitrantes à la consommation et expliqueraient l'absence ou la faible abondance des broyeurs. Ceci n'est pas probablement le cas pour les cours d'eau insulaires tropicaux car les feuilles des îles tropicales ont été révélées pauvres en composés secondaires (Moreiro et al., 2021). Le fonctionnement particulier constaté dans les rivières de la RBH pouvait être plutôt lié à son exposition à l'imprévisibilité des précipitations et au caractère torrentiel du courant. Ce dernier diminue la capacité de rétention de la matière organique à l'amont comme suggéré par Greathouse et Pringle (2006) pour les petits cours d'eau de Porto-Rico. Dans notre étude, nous avons analysé seulement 5 familles (5/50). Ce qui ne nous a pas permis de confirmer ou d'infirmer les résultats divergents des différentes études sur l'absence, la présence ou l'abondance des broyeurs.

Fort de tout cela, il n'est toujours pas certain qu'on peut assigner les taxons insulaires tropicaux aux FFGs identifiés dans d'autres régions y compris les régions tropicales ni qu'on puisse appliquer le

RCC pour étudier leur fonctionnement. La particularité des cours d'eau insulaires caribéens nécessite le développement de protocoles adaptés à leur réalité. Il apparaît donc primordial d'approfondir les études de la structure trophique sur un plus grand nombre de rivières et en prenant en compte le changement brusque de la topographie des cours d'eau. Il serait pertinent d'élargir le spectre des familles pour mieux identifier le rôle écologique de chaque groupe taxonomique dans le fonctionnement de nos petits cours d'eau. De plus, il serait nécessaire d'augmenter le nombre d'individus par familles et par catégorie d'habitats pour compenser la faible résolution taxonomique alors que les auteurs ont suggéré de travailler au niveau de l'espèce (Camacho et al ? 2009 ; Cheshire et al., 2005).

Nos résultats sur la structure et le fonctionnement de chacun des petits cours d'eau haïtiens fournissent des perspectives de recherche pour reproduire des expériences similaires sur d'autres rivières de la RBH et de la Réserve de Biosphère transfrontière de La Selle (Haïti/ République dominicaine) afin d'évaluer la connaissance taxonomique mais aussi leur fonctionnement. Toutefois, en plus d'être mal connue et exposée à des menaces naturelles constantes d'ordre hydrométéorologique (sécheresses, cyclones et ouragans) et sismiques (tremblements de terre), la faune haïtienne de macroinvertébrés benthiques se trouve confrontée aux pressions anthropiques du fait de la situation socio-économique précaire des communautés locales qui poussent les populations à surexploiter les ressources (destruction des habitats, déboisement pour cultiver les terres, fabriquer du charbon de bois et autres). L'instabilité politique accompagnée de la faible gouvernance de l'Etat haïtien limitent considérablement l'application des lois liées à la gestion des aires protégées. Par manque de connaissance de l'influence de chaque espèce dans le fonctionnement équilibré d'un écosystème, on n'investit pas dans les programmes de recherche sur la biodiversité en Haïti. Pour cela, les mesures de la conservation biologique en Haïti ne passent pas uniquement par une bonne évaluation de la connaissance taxonomique et du mode de fonctionnement des écosystèmes. Elles doivent également s'accompagner de mesures visant à une sensibilisation des populations haïtiennes sur les bienfaits des écosystèmes et de la biodiversité. Elles doivent aussi inciter les autorités haïtiennes à prendre conscience des menaces et des conséquences de la perte de la biodiversité sur la société et les pousser à investir dans des programmes de recherche.

Vu ces différentes formes de précarité qui règnent en Haïti, en attendant une amélioration de la situation, des programmes d'évaluation étendus de l'état écologique des cours d'eau à partir des niveaux taxonomiques faibles (ordres et éventuellement familles) est possible.

## Références

### A

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N. & Petry, P. 2008. Freshwater ecoregions of the world : a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58, 403–414.
- Allan, J. D., & Castillo, M. M. 2007. An introduction to fluvial ecosystems. *Stream Ecology: Structure and function of running waters*, 1–12.
- Allan, J. D. 1995. *Stream ecology*. Chapman and Hall, London, UK.
- Alonso, R., Crawford, A. J., & Bermingham, E. 2012. Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: Peltophryne) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography*, 39, 434–451.
- Álvarez-Soraca, K. D., Tamaris-Turizo, C. E., & Guzmán-Soto, C. J. 2017. Morphology of mouthparts and feeding habits of *Leptonema* and *Smicridea* (Trichoptera: Hydropsychidae) from Gaira river, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 65, 1231–1244.
- Andersen, N. M., & Weir, T. A. 2004. Australian water bugs: their biology and identification (Hemiptera-Heteroptera, Gerromorpha & Nepomorpha). Apollo books.
- Anderson, W. B. & Wait, A. 2001. Subsidized island biogeography hypothesis: another new twist on an old theory. *Ecology Letters*. 4: 289–291.
- Anderson, N. H., & Cummins, K. W. 1979. Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 36, 335–342.
- Angelier, E. 2000. *Ecologie des eaux courantes*.
- Ans, A. d. 1987. Haïti: paysage et société. France: Karthala.
- Archaimbault, V., Usseglio-Polatera, P., Garric, J., Wasson, J. G., & Babut, M. 2010. Assessing pollution of toxic sediment in streams using bio-ecological traits of benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 55, 1430–1446.

### B

- Barlow, J., França, F., Gardner, T. A., Hicks, C. C., Lennox, G. D., Berenguer, E. & Graham, N. A. 2018. The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature*, 559, 517–526.
- Barrett, K., Wait, D. A., & Anderson, W. B. 2003. Small island biogeography in the Gulf of California: lizards, the subsidized island biogeography hypothesis, and the small island effect. *Journal of Biogeography*, 30, 1575–1581.
- Bass, D. 2003. A comparison of freshwater macroinvertebrate communities on small Caribbean islands. *BioScience*, 53, 1094–1100.
- Baptista, D. F., Buss, D. F., Dias, L. G., Nessimian, J. L., Da Silva, E. R., Neto, A. D. M., ... & Andrade, L. R. 2006. Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: ultrastructure of mouthparts. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 42, 87–96). EDP Sciences.
- Becker, R. A., Eick, S. G., & Wilks, A. R. 1993. Graphical methods to analyze network data. In *Proceedings of ICC'93-IEEE International Conference on Communications*, 2, 946–951. IEEE.
- Bernadet, C., Touron, H., Bagier, N. & Céréghino, R. (2014). Atlas des macroinvertébrés benthiques des cours d'eau de Martinique & Guadeloupe. DEAL et Office de l'eau de la Guadeloupe et de la Martiniques, ONEMA,
- Biasi, C., Cogo, G. B., Hepp, L. U., & Santos, S. 2019. Shredders prefer soft and fungal-conditioned leaves, regardless of their initial chemical traits. *Iheringia. Série Zoologia*, 109.

- Biggs, B. J., Smith, R. A., & Duncan, M. J. 1999. Velocity and sediment disturbance of periphyton in headwater streams: biomass and metabolism. *Journal of the North American Benthological Society*, 18, 222–241.
- Bivand, R.S. & Wong, D.W.S. 2018. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *TEST*, 27, 716–748.
- Bivand, R.S., Leisch, F. & Maechle, M. 2011. Pixmap: Bitmap Images. R package version 0.4-11.
- Bonada, N., Dolédec, S., & Statzner, B. 2012. Spatial autocorrelation patterns of stream invertebrates: exogenous and endogenous factors. *Journal of Biogeography*, 39, 56–68.
- Bonada, N., Doledec, S., & Statzner, B. 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 13, 1658–1671.
- Bonada, N., N. Prat, V. H. Resh and B. Statzner. 2006. Developments in aquatic insect biomonitoring : a comparative analysis of recent approaches. *Annual review of entomology* 51: 495–523.
- Borkent, A., & Spinelli, G. R. 2007. Neotropical Ceratopogonidae (Diptera: Insecta), 4. Pensoft Publishers.
- Botosaneanu, L., & Flint, O. S. 1991. Contribution to the study of the genus *Helicopsyche* (Trichoptera) from Cuba, Hispaniola, and Puerto Rico. *Bulletin Zoologisch Museum*, 12, 197–219.
- Bremner J., Rogers, S.I. & Frid, C.L.J. 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series*, 254, 11–25.
- Brown, C., Laland, K., & Krause, J. 2011. Fish cognition and behavior (Vol. 21). John Wiley & Sons.
- Buntha, P., Traichaiyaporn, S., & Thapanya, D. 2020. Food Source for Hydropsychid Larvae during an Algae Bloom in Nan River, Nan Province, Thailand (Trichoptera: Hydropsychidae). *Zoosymposia*, 18, 9-16.
- Butterlin, J. I. 1960 Caractères géographiques et géologiques généraux de la république d'Haïti In : *Géologie générale et régionale de la république d'Haïti* [en ligne]. Paris : Éditions de l'IHEAL, (généré le 02 juin 2022). Disponible sur Internet : <<http://books.openedition.org/iheal/5627>>. ISBN : 9782371541061. DOI : <https://doi.org/10.4000/books.iheal.5627>.
- Brabec, K., B. F. U. Janecek, B. Rossaro, M. Spies, P. Bitusik, V. Syrovatka & A. Schmidt-Kloiber, 2007. Chironomidae indicator database. Euro-Limpacs Project (contract no. GOCE-CT-2003-505540), Workpackage 7, Indicators of Ecosystem Health, Task 4

## C

- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48, 1079–1087.
- Camacho, R., Boyero, L., Cornejo, A., Ibáñez, A., & Pearson, R. G. 2009. Local variation in shredder distribution can explain their oversight in tropical streams. *Biotropica*, 41, 625–632.
- Camargo, A., Heyer, W.R. & de Sá, R.O. 2009. Phylogeography of the frog *Leptodactylus validus* (Amphibia: Anura): Patterns and timing of colonization events in the Lesser Antilles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Cáceres, M. De, Legendre, P., & Moretti, M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 119, 1674–1684.
- Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular Biology and Evolution* 17, 540–552.
- CEPF, Critical Ecosystem Partnership Fund , 2010. Profil d'écosystème. Hotspot de la biodiversité des îles des Caraïbes. BirdLife International Report. Disponible à <https://www.cepf.net/sites/default/files/final-french-caribbean-ep.pdf>
- Chaperon, P., Y. L'Hôte & Vuillaume, G. 1983. Les ressources en eaux de surface de la Guadeloupe, Cahier ORSTOM, Série Hydrologie, 20, 3–4.
- Cérégino, R. 2006. Ontogenetic diet shifts and their incidence on ecological processes: a case study using two morphologically similar stoneflies (Plecoptera). *Acta Oecologica*, 30, 33-38.



- Champely, S., & Chessel, D. 2002. Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics*, 9, 167–177.
- Chaperon, P., L'Hôte, Y., & Vuillaume, G. 1983. Les ressources en eau de surface de la Guadeloupe.
- Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., del Carmen Zúñiga, M., Pearson, R. G., & Boyero, L. 2012. Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 48, 139–144. EDP Sciences.
- Chará-Serna, A. M., Chará, J. D., del Carmen Zúñiga, M., Pedraza, G. X., & Giraldo, L. P. 2010. Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum*, 15, 27–36.
- Cheshire, K., Boyero, L. & Pearson, R. G. 2005. Food webs in tropical Australian streams: the prevalence of shredders and predators. – *Freshwater Biology*. 50 : 748–769.
- Chevenet F, Dolédec S, Chessel D, 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of longterm ecological data. *Freshwater Biology* 31 : 295–309.
- Chung, N., & Suberkropp, K. 2009. Contribution of fungal biomass to the growth of the shredder, *Pycnopsyche gentilis* (Trichoptera: Limnephilidae). *Freshwater Biology*, 54, 2212–2224.
- Cinéas, C., Dolédec, S. 2022. Species richness and composition of Caribbean aquatic entomofauna: role of climate, island area, and distance to mainland. *Frontiers of Biogeography*, 14, 1–18.
- Cliff, A.D. & Ord, J.K. 1973. Spatial autocorrelation. London, Pion.
- Collen, B., Ram, M., Zamin, T., & McRae, L. 2008. The tropical biodiversity data gap: addressing disparity in global monitoring. *Tropical Conservation Science*, 1, 75–88.
- Colzani, E., Siqueira, T., Suriano, M. T., Roque, F. O., Paulista, U. E., Claro, R., & Grande, C. 2013. Responses of Aquatic Insect Functional Diversity to Landscape Changes in Atlantic. *Biotropica*, 45, 343–350.
- Covich, A. P., Crowl, T. A., & Scatena, F. N. 2003. Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshwater Biology* 48, 1199–1206.
- Covich AP. 1988. Geographical and historical comparisons of Neotropical streams: Biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 361–386.
- [CEPF] Critical Ecosystem Partnership Fund 2019. The Caribbean islands biodiversity hotspot.
- [CEPF] Critical Ecosystem Partnership Fund. 2010. The Caribbean islands biodiversity hotspot.
- Craig, D. A. 2003. Geomorphology, development of running water habitats, and evolution of black flies on Polynesian islands. *BioScience*, 53, 1079–1093.
- Crews, S.C & Esposito, L.A. 2020. Towards a synthesis of the Caribbean biogeography of terrestrial arthropods. *BMC Evolutionary Biology*, 20, 1–27.
- Crother, B.I., Guyer, C., 1996. Caribbean historical biogeography: Was the dispersal-vicariance debate eliminated by an extraterrestrial bolide? *Herpetologica* 52, 440–465.
- Cruse, R. 2014. Une géographie populaire de la Caraïbe. *Mémoire d'encrier*.
- Cruse, R. 2014. La géologie des îles de la Caraïbe et son influence sur les sociétés humaines. In: *Caribbean Atlas* (ed. by R. Cruse and K. Rhiney), 1–27. Available at <http://www.caribbean-atlas.com/fr>.
- Cummins, K. W. 2016. Combining taxonomy and function in the study of stream macroinvertebrates. *Journal of Limnology*, 75.
- Cummins, K. W., & Klug, M. J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual review of ecology and systematics*, 10(1), 147–172.
- Cummins, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24, 631–641.
- Cummins, K. W., Petersen, R. C., Howard, F. O., Wuycheck, J. C., & Holt, V. I. 1973. The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology*, 54, 336–345.
- Cummins, K. W. 1964. Factors limiting the microdistribution of larvae of the caddisflies *Pycnopsyche lepida* (Hagen) and *Pycnopsyche guttifer* (Walker) in a Michigan stream (Trichoptera: Limnephilidae). *Ecological Monographs*, 34, 271–295.

# D

- Darlington, P.J., 1957. Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals. Wiley, New York.
- Davalos, L. M. 2004. Phylogeny and biogeography of Caribbean mammals. Biological Journal of the Linnean Society, 81, 373–394.
- Davies, N. & Bermingham, E. 2002. The historical biogeography of two Caribbean butterflies (Lepidoptera: Heliconiidae) as inferred from genetic variation at multiple loci. Evolution, 56, 573–589.
- Dijkstra, K. D. B., Monaghan, M. T., & Pauls, S. U. 2014. Freshwater biodiversity and insect diversification. Annual review of entomology, 59, 143.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S. U. E., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., ... & Campbell, B. D. 2007. Plant trait responses to grazing—a global synthesis. Global Change Biology, 13, 313–341.
- Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J. M., & Ndegwa, F. K. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics?. Freshwater biology, 47, 909–919.
- Dodds, W. 2002. Freshwater ecology: concepts and environmental applications. Elsevier.
- Dolédec, S., & Statzner, B. 2008. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an assessment of specific types of human impact. Freshwater biology, 53, 617–634.
- Dolédec S. & Statzner B. 2010. Responses of freshwater biota to human disturbances: contribution of J-NABS to developments in ecological integrity assessments. Journal of the North American Benthological Society, 29, 286–311.
- Dolédec S., Statzner B. & Bournaud M. 1999. Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. Freshwater Biology, 42, 737–758.
- Dolédec, S., & Chessel, D. 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. Freshwater Biology, 31, 277–294.
- Dolédec, S., & Chessel, D. 1987. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique I- Description d'un plan d'observations complet par projection de variables. Acta Oecologica, Oecologia Generalis, 8, 403–426.
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. 2003. Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. Ecology, 84, 3078–3089.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., & Sullivan, C. A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. Biological reviews, 81, 163–182.
- Dudgeon, D. 1994. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community structure and functional organization in six New Guinea streams. Hydrobiologia, 294, 65–85.
- Dudgeon, D. 1992. Effects of water transfer on aquatic insects in a stream in Hong Kong. Regulated Rivers: Research & Management, 7, 369–377.
- Dufrene, M., & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs, 67, 345–366.
- Duft, M., Schmitt, C., Bachmann, J., Brandelik, C., Schulte-Oehlmann, U., & Oehlmann, J. 2007. Prosobranch snails as test organisms for the assessment of endocrine active chemicals—an overview and a guideline proposal for a reproduction test with the freshwater mudsnail *Potamopyrgus antipodarum*. Ecotoxicology, 16, 169–182.

# F

- Ferreira, W. R., Ligeiro, R., Macedo, D. R., Hughes, R. M., Kaufmann, P. R., Oliveira, L. G., & Callisto, M. 2014. Importance of environmental factors for the richness and distribution of benthic macroinvertebrates in tropical headwater streams. *Freshwater Science*, 33, 860–871.
- Firmiano, K. R., Ligeiro, R., Macedo, D. R., Juen, L., Hughes, R. M., & Callisto, M. 2017. Mayfly bioindicator thresholds for several anthropogenic disturbances in neotropical savanna streams. *Ecological Indicators*, 74, 276–284.
- Flint Jr, O.S. 1978. Probable origins of the West Indian Trichoptera and Odonata faunas. In: *Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera* (ed. by M.I. Crichton), pp. 215–223. Springer, Dordrecht
- Flint Jr, O. S. 1963. Studies of Neotropical Caddisflies, I: Rhyacophilidae and Glossosomatidae (Trichoptera). *Proceedings of the United States National Museum*.
- Forey E., Touzard B., Michalet B. 2010. Does disturbance drive the collapse of biotic interactions at the severe end of a diversity–biomass gradient ? *Plant Ecology* 206 : 287–295.
- Forio, M. A. E., Lock, K., Radam, E. D., Bande, M., Asio, V., & Goethals, P. L. 2017. Assessment and analysis of ecological quality, macroinvertebrate communities and diversity in rivers of a multifunctional tropical island. *Ecological Indicators*, 77, 228–238.
- Franquet, E., Dolédec, S., & Chessel, D. 1995. Using multivariate analyses for separating spatial and temporal effects within species–environment relationships. *Hydrobiologia*, 300–301, 425–431.

## G

- Gayraud S., Statzner B., Bady P., Haybach A., Scholl F., Usseglio-Polatera P. & Bacchi M. 2003. Invertebrate traits for biomonitoring of European large rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, 48, 2045–2064.
- Gonçalves Jr, J. F., Graça, M. A. S., & Callisto, M. 2007. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, 52, 1440–1451.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A., Finlayson, B.L., Gippel, C.J. and Nathan, R.J. 2004. *Stream Hydrology: An Introduction for Ecologists*, 2nd edn. Wiley, Chichester, UK.
- Gouy M., Guindon S. & Gascuel O. 2010. SeaView version 5.0.5 : a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution* 27 : 221–224.
- Graham, A. 2003. Geohistory models and Cenozoic paleoenvironments of the Caribbean region. *Systematic Botany*, 28, 378–386.
- Greathouse, E. A., & Pringle, C. M. 2006. Does the river continuum concept apply on a tropical island? Longitudinal variation in a Puerto Rican stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(1), 134–152.
- Gross, N., Liancourt, P., Choler, P., Suding, K. N., & Lavorel, S. 2010. Strain and vegetation effects on local limiting resources explain the outcomes of biotic interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 9–19.
- Gutiérrez, D. J., Riss, W. & Ospina, R. 2002. Bioindicación de la calidad del agua con lógica difusa Sugeno y macroinvertebrados acuáticos de la Sabana de Bogotá Bioindication of water quality in the Bogota Sabana using fuzzy logic Sugeno and aquatic microinvertebrates.

## H

- Halpern, B. S., & Floeter, S. R. 2008. Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 364, 147–156.
- Hamada, N., J.H. Thorp, and D.C. Rogers. 2018. Keys to Neotropical Hexapoda Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates*, 3.

- Hannah M. Carroll, Derek D. Houston, Suzanne Ankerstjerne & Alan D. Wanamaker Jr. 2021. Using light stable isotopes to assess stream food web ecology in a general ecology laboratory course, *Journal of Biological Education*, 55 : 5, 501–517.
- Hawkins, B. A. 2001. Ecology's oldest pattern ? *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 470.
- Heard, S. B., & Richardson, J. S. 1995. Shredder-collector facilitation in stream detrital food webs: is there enough evidence?. *Oikos*, 359–366.
- Hedges, S.B., 1996. Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica* 52, 466–473.
- Hedges, S. B., Hass, C. A., & Maxson, L. R. 1992. Caribbean biogeography: molecular evidence for dispersal in West Indian terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89, 1909–1913.
- Heino, J., & Tolonen, K. T. 2017. Ecological drivers of multiple facets of beta diversity in a lentic macroinvertebrate metacommunity. *Limnology and Oceanography*, 62, 2431–2444.
- Heino, J., Gröroos, M., Soininen, J., Virtanen, R., & Muotka, T. 2012. Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos*, 121, 537–544.
- Heino, J., Louhi, P. & Muotka, T., 2004. Identifying the scales of variability in stream macroinvertebrate abundance, functional composition and assemblage structure. – *Freshwater Biology*. 49: 1230–1239
- Henderson, P. A., & Walker, I. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *Journal of Tropical Ecology*, 2, 1–16.
- Hollinger, A. M. Larvae and Pupae of Aquatic Lepidoptera Collected in Running Waters in Cuba. 1983. The "Emil Racovitza" Institute of Speleology, 9, Moxa str., Vuchavest, Romania.
- Holdridge, L. R. 1951. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105:367–368.
- Hollocher, H. & Williamson, M. (1996) Island hopping in *Drosophila*: patterns and processes. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 351, 735–743.
- Hungerford, H.B. & Watson, F.E. 1927. A new *Ramphocorixa* from Haiti (Hemiptera-Corixidae). *American Museum Novitates* 278: 1–2.
- Hynes, H. B. N. 1970. The ecology of running waters. University of Toronto Press, Toronto, Canada.
- Hyslop E.J. & Hunte-Brown M. 2012. Longitudinal variation in the composition of the benthic macroinvertebrate fauna of a typical North coast Jamaican river. *Revista Biologia Tropica*, 60: 291–303.

## I

- Irons, J. G., Oswood, M. W., Stout, R. J., & Pringle, C. M. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important?. *Freshwater biology*, 32, 401–411.
- Iturralde-Vinent, M., & MacPhee, R. D. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 238.
- Ivanković, L., Ivković, M., & Stanković, I. 2019. Perennial phenology patterns and ecological traits of Dixidae (Insecta, Diptera) in lotic habitats of a barrage lake system. *Limnologica*, 76, 11–18.

## J

- Jacobsen, D., Cressa, C., Mathooko, J. M., & Dudgeon, D. 2008. Macroinvertebrates: composition, life histories and production. In *Tropical stream ecology*, 65–105. Academic Press.
- Jacobsen, D., Schultz, R., & Encalada, A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages : the influence of temperature with. *Freshwater Biology*, 38, 247–261.
- Jactel, H., Imler, J. L., Lambrechts, L., Failloux, A. B., Lebreton, J. D., Le Maho, Y., ... & Grandcolas, P. 2020. Insect decline : immediate action is needed. *Comptes Rendus. Biologies*, 343, 267–293.

# K

- Kazancı, N., Ekingen, P. I. N. A. R., Dügel, M., & Türkmen, G. E. N. C. E. R. 2015. Hirudinea (Annelida) species and their ecological preferences in some running waters and lakes. *International journal of environmental science and technology*, 12, 1087–1096.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3, 157–164.
- Kiffer Jr, W. P., Mendes, F., Casotti, C. G., Costa, L. C., & Moretti, M. S. 2018. Exotic Eucalyptus leaves are preferred over tougher native species but affect the growth and survival of shredders in an Atlantic Forest stream (Brazil). *PLoS One*, 13, e0190743.
- Klausnitzer, B. 1996. Käfer im und am Wasser. Westarp Wissenschaften.
- Kohlmann, B., Vásquez, D., Arroyo, A., & Springer, M. 2021. Taxonomic and Functional Diversity of Aquatic Macroinvertebrate Assemblages and Water Quality in Rivers of the Dry Tropics of Costa Rica. *Frontiers in Environmental Science*, 9.

# L

- Lack, D. *Island biology*. Oxford : Blackwell scientific publications, 1976, 419 p. Lasserre, G. *Le géographe et les îles*, dans : Doumenge, Jean-Pierre (et al.) *Îles tropicales : insularité, insularisme*. Bordeaux : CRET éditions, 1987, p. 01–07.
- Laliberté, E., and P. Legendre (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305.
- Lamberti, G. A., & Moore, J. W. 1984. Aquatic insects as primary consumers. In ‘The Ecology of Aquatic Insects’.(Eds VH Resh and DM Rosenberg.) pp. 164–195.
- Lamoureux N., Dolédec S. & Gayraud S. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate assemblages: effect of microhabitat, reach and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*,23,449–466.
- Larned, S. T. 2000. Dynamics of Coarse Riparian Detritus in a Hawaiian Stream Ecosystem: A Comparison of Drought and Post-Drought Conditions. *Journal of the North American Benthological Society*, 19, 215.
- Laughlin D. C. & Abella S.R. 2007. Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests. *Ecological modelling* 205 : 231–240.
- Lebreton, J. D., & Clobert, J. 1991. Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. *Bird population studies*, 105–125.
- Lebreton, J. D., Sabatier, R., Banco, G., & Bacou, A. M. 1991. Principal component and correspondence analyses with respect to instrumental variables: an overview of their role in studies of structure - activity and species - environment relationships. In J. Devillers & W. Karcher (Eds.), *Applied multivariate analysis in SAR and Environmental studies*, 85–114. Berlin: Springer Verlag.
- Le Littré .1880.
- Lepori, F., & Malmqvist, B. 2007. Predictable changes in trophic community structure along a spatial disturbance gradient in streams. *Freshwater Biology*, 52, 2184–2195.
- Li, A. O., Ng, L. C., & Dudgeon, D. 2009. Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquatic Sciences*, 71, 80–93.
- Ligeiro, R., Melo, A. S., & Callisto, M. 2010. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology*, 55, 424–435.
- Lock, K., Haaren, T., V., Tempelman, D., Chérot, F. & Adrian, T. 2013. Distribution and ecology of soldier fly larvae captured in Flemish surface waters (Diptera: Stratiomyidae). *Bulletin de la Société royale belge d’Entomologie*, 149, 150–159.

- Lomolino, M. V., & Weiser, M. D. 2001. Towards a more general species–area relationship : diversity on all islands, great and small. *Journal of biogeography*, 431–445.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433–438.

## M

- Mahan, C. G., Young, J. A., Miller, B. J., & Saunders, M. C. 2015. Using ecological indicators and a decision support system for integrated ecological assessment at two national park units in the mid-Atlantic region, USA. *Environmental Management*, 55, 508–522.
- Malavoi, J. R. 1989. Typologie des faciès d'écoulement ou unités morphodynamiques des cours d'eau à haute énergie. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 189–210.
- Matthews, T. J. & Rigal, F. (2021) Thresholds and the species – area relationship : a set of functions for fitting, evaluating and plotting a range of commonly used piecewise models in R. *Frontiers of Biogeography*, 13, e49404.
- Matthews, T. J., Triantis, K. A., Whittaker, R. J., & Guilhaumon, F. (2019). sars: an R package for fitting, evaluating and comparing species–area relationship models. *Ecography*, 42, 1446–1455.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21, 178–185.
- McHugh, A., Yablonsky, C., Binford, G. & Agnarsson, I. 2014. Molecular phylogenetics of Caribbean *Micrathena* (Araneae: Araneidae) suggests multiple colonisation events and single island endemism. *Invertebrate Systematics*, 28, 337–349.
- McLachlan, A. 1985. The relationship between habitat predictability and wing length in midges (Chironomidae). *Oikos*, 44, 391–397.
- McShaffrey, D., & McCafferty, W. P. 1990. Feeding behavior and related functional morphology of the mayfly *Ephemerella needhami* (Ephemeroptera: Ephemerellidae). *Journal of insect behavior*, 3, 673–688.
- McShaffrey, D., & McCafferty, W. P. 1988. Feeding behavior of *Rhithrogena pellucida* (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 87–99.
- [MEA] Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Washington (DC) : Island Press.
- [MDE] Ministère de l'Environnement. 2019. Sixième rapport national sur la biodiversité d'Haïti.
- [MDE] Ministère de l'Environnement. 2016. Cinquième rapport national sur la biodiversité d'Haïti.
- Menetrey, N., Oertli, B., Sartori, M., Wagner, A., & Lachavanne, J. B. 2007. Eutrophication: are mayflies (Ephemeroptera) good bioindicators for ponds?. In *Pond Conservation in Europe* 125–135. Springer, Dordrecht.
- Menezes, S., Baird, D. J., & Soares, A. M. 2010. Beyond taxonomy: a review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, 47, 711–719.
- Merritt, R. W., Cummins, K. W., & Berg, M. (Eds.). 2008. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Iowa : Kendall/Hunt Publishing Company.
- Merritt, R. W., Cummins, K. W., Berg, M. B., Novak, J. A., Higgins, M. J., Wessell, K. J., & Lessard, J. L. 2002. Development and application of a macroinvertebrate functional-group approach in the bioassessment of remnant river oxbows in southwest Florida. *Journal of the North American Benthological Society*, 21, 290–310.
- Merritt R.W. & Cummins K.W. 1996. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 3rd ed. Kendall/Hunt Publishing, Dubuque, 862.
- Merritt, R. W., & Wallace, J. B. 1981. Filter-feeding insects. *Scientific American*, 244, 132–147.
- Meyer, J. L., Benke, A. C., Edwards, R. T., & Wallace, J. B. 1997. Organic matter dynamics in the Ogeechee River, a blackwater river in Georgia, USA. *Journal of the North American Benthological Society*, 16, 82–87.

- Mihuc, T. B., & Minshall, G. W. 1995. Trophic generalists vs. trophic specialists: implications for food web dynamics in post-fire streams. *Ecology*, 76, 2361–2372.
- Minchin, P.R. 1987. An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations. *Vegetatio*, 69, 89–107.
- Miserendino, M. L. 2007. Macroinvertebrate functional organization and water quality in a large arid river from Patagonia (Argentina). In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 43, 133–145). EDP Sciences.
- Moran, P.A.P. 1950 Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37, 17–23.
- Montgomery, D. R., & Buffington, J. M. 1997. Channel-reach morphology in mountain drainage basins. *Geological Society of America Bulletin*, 109, 596–611.
- Motta, R. L. & Uieda, V. S. 2004. Diet and trophic groups of an aquatic insect community in a tropical stream. *Brazilian Journal of Biology*. 64 : 809–817.
- Moya, N., Hughes, R. M., Domínguez, E., Gibon, F. M., Goitia, E., & Oberdorff, T. 2011. Macroinvertebrate-based multimetric predictive models for evaluating the human impact on biotic condition of Bolivian streams. *Ecological indicators*, 11, 840–847.
- Murtagh, F. & Legendre, P. 2014. Ward's hierarchical agglomerative clustering method: which algorithms implement Ward's criterion? *Journal of Classification*, 31, 274–295.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.

## N

- Nekola, J. C., & White, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of biogeography*, 867–878.

## O

- Oki, D. S., & Brasher, A. M. 2003. Environmental setting and the effects of natural and human-related factors on water quality and aquatic biota, Oahu, Hawaii, 4156. US Department of the Interior, US Geological Survey.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., et al. 2016. *Vegan : Community Ecology Package*.
- Oneal, E., Otte, D. & Knowles, L.L. (2010) Testing for biogeographic mechanisms promoting divergence in Caribbean crickets (genus *Amphiacusta*). *Journal of Biogeography*, 37, 530–540.
- Oyanedel, A., Valdovinos, C., Azócar, M., Moya, C., Mancilla, G., Pedreros, P., & Figueroa, R. 2008. Patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del río Aysen (Patagonia Chilena). *Gayana (Concepción)*, 72, 241–257.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S., & Hervé, D. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118, 391–402.
- Plague, G. R., Wallace, J. B., & Grubaugh, J. W. 1998. Linkages between trophic variability and distribution of *Pteronarcys* spp.(Plecoptera: Pteronarcyidae) along a stream continuum. *The American midland naturalist*, 139, 224–234.
- Poff, N. L. 1997. Landscape filters and species traits : towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16, 391–409.
- Polegatto, C. M., & Froehlich, C. G. 2001. Functional morphology of the feeding apparatus of the nymph of *Farrodes* sp.(Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Acta Zoologica*, 82, 165–175.
- Pragney, P.1966. *Le climat des Antilles*. Institut des Hautes Etudes de l'Amérique latine. 7e ed. IHEAL, Paris.
- Prins S.C.B. & Smith E.P. 2007. Using biological metrics to score and evaluate sites : a nearest-neighbor reference condition approach. *Freshwater Biology*, 52, 98–111.

# R

- Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. E. 2014. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de biología tropical*, 62, 155–167.
- Reynaga, M. C., & Rueda Martín, P. A. 2013. Trophic analysis of three species of *Marilia* (Trichoptera: Odontoceridae) from the neotropics. *Revista de Biología Tropical*, 62, 543–550.
- Ridvan, A. 2007. *A Brief History of the Caribbean* (Revised Ed.). New York : Facts on File, Inc.
- Rivalta González, V., L. Rodríguez Schettino, C.A. Mancina, and M. Iturriaga. 2014. Amphibians of Cuba : Checklist and Geographic Distributions. *Smithsonian Herpetological Information Service* 145 : 1–48.
- Robart, G. 1984. *Végétation de la République d'Haïti* (Dissertation doctorale, Université scientifique et médicale de Grenoble)
- Robert, P., & Escoufier, Y. 1976. A unifying tool for linear statistical methods: the RV-coefficient. *Applied Statistics*, 25, 257–265.
- Rodier, J., Legube, B., & Merlet, N. 2016. *L'analyse de l'eau*-10e éd. Dunod.
- Rosen, D. E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Biology*, 24, 431–464.
- Rosemond, A. D., Pringle, C. M., Ramírez, A., Paul, M. J., & Meyer, J. L. 2002. Landscape variation in phosphorus concentration and effects on detritus-based tropical streams. *Limnology and Oceanography*, 47(1), 278–289.
- Rueda-Delgado, G., Wantzen, K. M., & Tolosa, M. B. 2006. Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 233–249.

# S

- Sargent, R. D., & Ackerly, D. D. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 123–130.
- Savage, A. A. 1989. Adults of the British aquatic Hemiptera Heteroptera: a key with ecological notes. Freshwater biological association.
- Schmera, D., Podani, J., Eros, T., & Heino, J. 2014. Combining taxon-by-trait and taxon-by-site matrices for analysing trait patterns of macroinvertebrate communities: A rejoinder to Monaghan & Soares (2014). *Freshwater Biology*, 59, 1551–1557.
- Schmidt-Kloiber, A., Graf, W., Lorenz, A., & Moog, O. 2006. The AQEM/STAR taxalist—a pan-European macro-invertebrate ecological database and taxa inventory. In *The Ecological Status of European Rivers: Evaluation and Intercalibration of Assessment Methods* , 325–342. Springer, Dordrecht.
- Serna, J. P., Fernandez, D., Velez, F., Ruiz, J., Breckling, B., & Aguirre, N. 2022. Altitudinal distribution of the functional feeding groups of aquatic macroinvertebrates using an ecological network in Andean streams. *Revista de Biología Tropical*, 70, 82–95.
- Silva, L. F. R., Castro, D. M. P., Juen, L., Callisto, M., Hughes, R. M., & Hermes, M. G. 2021. Functional responses of Odonata larvae to human disturbances in neotropical savanna headwater streams. *Ecological Indicators*, 133(July), 108367.
- Simberloff D, Dayan T, 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 22 :115–143.
- Smith, G. C., Covich, A. P., & Brasher, A. M. 2003. An ecological perspective on the biodiversity of tropical island streams. *BioScience*, 53, 1048–1051.



- Snook S. & Milner A.M. 2002. Biological traits of macroinvertebrates and hydraulic conditions in a glacier-fed catchment (French Pyrenees). *Archiv für Hydrobiologie*, 153, 245–271.
- Spangler, P.J. 1981. Two new genera of phreatic elmids from Haiti ; one eyeless and one with reduced eyes (Coleoptera: Elmidae).
- Staniczek, A. H. 2011. Rivers and other freshwater habitats, in Bouchet P., Le Guyader H. & Pascal O. (Eds), *The Natural History of Santo*. MNHN, Paris ; IRD, Marseille ; PNI, Paris. 572.
- Statzner, B. & Beche, L.A. 2010. Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, 55, 80–119.
- Statzner, B., Dolédec, S., & Hugueny, B. 2004. Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography*, 27, 470–488.
- Statzner B., Hildrew A.G. & Resh V.H. 2001. Species traits and environmental constraints: entomological research and the history of ecological theory. *Annual Review of Entomology*, 46, 291–316.
- Statzner, B., Bis, B., Dolédec, S., & Usseglio-Polatera, P. 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, 2, 73–85.
- Stork, N. E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological journal of the Linnean Society*, 35, 321–337.
- Stock, J.H. 1985. Bogidiellidae (Amphipoda) from Haiti and some general rules on the occurrence of Crustacea Malacostraca in inland groundwater of the West Indies. *Stygologia*, 1, 208–223. Errata: 1985. *Stygologia*, 1, 322.
- Stout, J. 1980. Leaf decomposition rates in Costa Rican lowland tropical rainforest streams. *Biotropica*, 264–272.
- Strayer, D. L., & Dudgeon, D. 2010. Freshwater biodiversity conservation : recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 344–358.
- Suding, K. N., & Goldstein, L. J. 2008. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist*, 559–562.
- Swartley D. & J.R. Toussaint. 2006. *Haiti Country Analysis of Tropical Forestry and Biodiversity*, 80

## T

- Tampo, L., Kaboré, I., Alhassan, E. H., Ouéda, A., Bawa, L. M., & Djaneye-Boundjou, G. 2022. Benthic macroinvertebrates as ecological indicators: their sensitivity to the water quality and human disturbances in a tropical river. *Advances in Biomonitoring for the Sustainability of Vulnerable African Riverine Ecosystems*.
- Ter Braak, C. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69, 69–77.
- Thioulouse, J., D. Chessel, and S. Champely. 1995. Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environmental and Ecological Statistics*, 2, 1–14.
- Tupinier, Y. 2002. Henri Tachet, Philippe Richoux, Michel Bournaud, Philippe Usseglio-Polatera. *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie*. 2000. Publications de la Société Linnéenne de Lyon, 71, 99–99.
- Tamaris-Turizo, C. E., Pinilla-A, G. A., Guzmán-Soto, C. J., & Granados-Martínez, C. E. 2020. Assigning functional feeding groups to aquatic arthropods in a Neotropical mountain river. *Aquatic Biology*, 29, 45–57.
- Tavares, V.C. & Simmons, N.B. 2000. Phylogenetic relationships and biogeography of Short-faced stenodermatine bats: preliminary results and hypotheses. *Bat Research News*, 41, 143.
- Ter Braak, C. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69, 69–77.

- Thioulouse, J., Chessel, D., & Olivier, J. M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and computing*, 7(1), 75–83.
- Tomanova, S., Moya, N., & Oberdorff, T. 2008. Using macroinvertebrate biological traits for assessing biotic integrity of neotropical streams. *River research and applications*, 24(9), 1230–1239.
- Tomanova, S., & Usseglio-Polatera, P. 2007. Patterns of benthic community traits in neotropical streams: relationship to mesoscale spatial variability. *Fundamental and Applied Limnology–Archiv für Hydrobiologie*, 170, 243–256.
- Tomanova, S., Goitia, E., & Helešic, J. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 556, 251–264.
- Townsend, C. R., Scarsbrook, M. R., & Dolédec, S. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and oceanography*, 42, 938–949.
- Townsend, C. R. & Hildrew, A. G. 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater biology*, 31, 265–275.
- Tripole, S., Vallania, E. A., & Corigliano, M. D. C. 2008. Benthic macroinvertebrate tolerance to water acidity in the Grande river sub-basin (San Luis, Argentina). *Limnetica*, 27, 29–38.
- US CWA.

## V

- Valente, L., Phillimore, A. B., Melo, M., Warren, B. H., Clegg, S. M., Havenstein, K., Tiedemann, R., Illera, J. C., Thébaut, C., Aschenbasch, T. & Etienne, R. S. 2020. A simple dynamic model explains the diversity of island birds worldwide. *Nature*, 579, 92–96.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. & Cushing, C. E. 1980. River continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37 : 130–137.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Vieira, D., Scariot, A., Sampaio, A., & Holl, K. 2006. Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 353–357.

## W

- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L., & Webster, J. R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science*, 277, 102–104.
- Wallace, J. B., & Webster, J. R. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology*, 41, 115–139.
- Wallace, J. B., Benke, A. C., Lingle, A. H. & Parsons, K., 1987, Trophic pathways of macroinvertebrate primary consumers in subtropical blackwater streams. *Archiv für Hydrobiologie*, 74 : 423–451.
- Wallace, J. B., & Merritt, R. W. 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Annual review of Entomology*, 25(1), 103–132.
- Walker, I. 1987. The biology of streams as part of Amazonian forest ecology. *Experientia*, 43(3), 279–287.
- Wantzen, K.M. & Wagner, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 216–232.
- Wantzen, K. M., & Junk, W. J. 2000. The importance of stream-wetland-systems for biodiversity: a tropical perspective. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*, 1, 11–34.
- Warren, B. H., Simberloff, D., Ricklefs, R. E., Aguilée, R., Condamine, F. L., Gravel, D., ... & Thébaut, C. 2015. Islands as model systems in ecology and evolution: Prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters*, 18, 200–217.

- Webster, J. R., & Benfield, E. F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual review of ecology and systematics*, 567–594.
- Whittaker, R.J., Triantis, K.A. & Ladle, R.J. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, 35, 977–994.
- Whittaker, R.J. & Fernandez-Palacios, J.M. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker, R. J. 1995. Disturbed island ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10), 421–425.
- Wickham, H. 2016. Data analysis. In *ggplot2*, 189–201. Springer, Cham.
- Wildermuth, H., & Martens, A. 2013. *Taschenlexikon der Libellen Europas: alle Arten von den Azoren bis zum Ural im Porträt*. Quelle & Meyer.
- Wilson, E.O. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press. Washington, DC V.S.A.
- Wilson, E. O., & MacArthur, R. H. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Woodring, W. P., Brown, J. S., & Burbank, W. S. 1924. *Geology of the Republic of Haiti*. Lord Baltimore Press.

## Y

- Yule, C. M., Leong, M. Y., Liew, K. C., Ratnarajah, L., Schmidt, K., Wong, H. M., ... & Boyero, L. 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 28, 404–415.
- Yule, C. M. 1996. Trophic relationships and food webs of the benthic invertebrate fauna of two aseasonal tropical streams on Bougainville Island, Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 517–534.

## Z

- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 3–14.

# Annexes

Article publié

## **Annexe 1.**

**Species richness and composition of Caribbean aquatic entomofauna: role of climate, island area, and distance to mainland.**



# Species richness and composition of Caribbean aquatic entomofauna: role of climate, island area, and distance to mainland

Chevelie Cineas<sup>1,2</sup> and Sylvain Dolédec<sup>1\*</sup> 

<sup>1</sup> Univ Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023 LEHNA, F-69622, Villeurbanne, France

<sup>2</sup> Université d'Etat d'Haiti, Ecole Normale Supérieure, Laboratoire des Sciences de l'Energie et de l'Environnement (LS2E), Port-au-Prince, Haiti.

\*Correspondence: Sylvain Dolédec, [sylvain.doledec@univ-lyon1.fr](mailto:sylvain.doledec@univ-lyon1.fr)

## Abstract

From a literature review, we constructed a database comprising >1000 freshwater insect species (especially Odonata, Coleoptera, Trichoptera, Ephemeroptera; OCTE) in 26 Geographical Caribbean Units (GCU) and quantified local filtering (climate heterogeneity, annual rainfall, annual temperature), geography (area, distance from the mainland) and emergence age as a proxy for island ontogeny. We investigated the relative role of these variables on the species richness, endemism and composition of the units using island species-area relationship (ISAR), generalised linear modelling (GLM) and nonmetric multidimensional scaling (NMDS). In addition, we analysed the spatial patterns of species richness and composition using Moran's *I* index. ISAR generally demonstrated one or two thresholds and continuous or discontinuous responses according to OCTE groups. A small island effect could be detected for Trichoptera and Ephemeroptera richness, whereas Odonata and Coleoptera only demonstrated differences in slope between smaller and larger GCUs. Area, climate heterogeneity, maximal rainfall and distance from mainland were major drivers of species composition in GCUs, whereas local climate variables were of main importance for the endemism rate. Due to the potential complexity of the Caribbean island ontogeny, middle-stage islands had an expected higher freshwater invertebrate richness than younger ones but an unexpected lower richness compared to older islands. Finally, the degree of colonization of islands was linked to the dispersal ability of species, with Odonata and Coleoptera having larger distribution ranges than Trichoptera and Ephemeroptera, which were more restricted by their comparatively narrow ecological niches. The high endemism (>60%) found in the Caribbean freshwaters calls for more conservation effort in managing these highly threatened freshwater environments.

## Highlights

- Little is known about aquatic invertebrate biogeography in the Caribbean.
- We present the first database of aquatic insect collections made in the Caribbean archipelago over the last 50 years.
- 2/3 of the aquatic insects recorded were endemic.
- Continuous one-threshold models fitted the overall, Odonata and Coleoptera species richness
- Discontinuous two-threshold models fitted the Trichoptera and Ephemeroptera species richness
- Geographical and local climate variables and dispersal abilities combine together for explaining the richness and composition of the Caribbean aquatic entomofauna

**Keywords:** aquatic insects, Caribbean archipelago, climate, dispersal ability, endemic species, species composition, species richness

## Introduction

Oceanic islands have inspired the development of several theories in ecology and evolution (Valente et al. 2014), and many scientists consider these regions as

“laboratories of evolution” (Whittaker et al. 2008). One of the most influential theories is MacArthur and Wilson's (1967) theory of island biogeography (TIB). Based on the premise that island species richness depends on a dynamic balance between species

colonization and extinction processes, TIB assumes that larger islands or islands close to the mainland should contain a greater number of species than small islands or more distant islands. However, this dynamic balance between immigration and extinction alone cannot explain the richness of insular communities, and local environmental filtering and biotic interactions are also seen as significant evolutionary drivers of island species richness (Lack 1976, Gros-Désormeaux 2012). In addition, not all species are ecologically equivalent, and their colonization of an island may be successful or unsuccessful depending on their ecological requirements and dispersal ability (Nekola and White 1999). Therefore, Lomolino (2000) proposed a biogeographic conceptual model, i.e., the Immigration-Extinction-Evolution model, which includes the degree of isolation and the area of ecosystems as well as the characteristics of immigration filters (e.g., wind direction and speed, current velocity), geology and climate.

Whittaker et al. (2008) further developed the General Dynamic Model of Ocean Island Biogeography (GDM), which broadened and updated MacArthur & Wilson's TIB by integrating the processes of immigration, speciation and extinction in a time frame related to the dynamic, transient nature of volcanic islands (island ontogeny). Island ontogeny is very important for the evolution of the diversity of island habitats. After their complete emergence, islands are transformed by erosion processes, which causes a reduction in topographical complexity and habitat diversity affecting the rate of immigration, speciation and species extinction (Fernández-Palacios de Nascimento et al. 2011, Whittaker et al. 2007). As a result, lower richness should occur on the newly formed as well as on the sinking and eroding late stage islands, whereas higher richness is expected in the middle-stage islands (Kraemer et al. 2022, Whittaker et al. 2017, Whittaker et al. 2008). Likewise, endemism rate should decrease with the increase in extinction resulting from ontogenetic changes (Chen and He 2009, Whittaker et al. 2007). Finally, below a certain size, island area becomes a poor predictor of species richness, whereas habitat (stochastic events, natural disturbances) may be more influential on species richness (Triantis et al. 2006). The difference in the island area-species richness relationship between small and larger islands is known as the small island effect (SIE, Lomolino and Weiser 2001, Matthews and Rigal 2021).

Due to its geological history and geographic location, the Caribbean archipelago is an excellent study system to ask certain biogeographic questions. In this region, islands are the result of various geological events (e.g., sediment uplift, accretion prism and volcanic eruption; Cruse 2014) occurring at distinct geological time scales. They are located close to the American continent (Central, North and South America) and include a variety of landscapes associated with a wide range of island areas (from 13 to >110,000 km<sup>2</sup>) and elevations (from 20 to 3087 m). This topographical variability, even within a single

island, creates varied climates, which are favourable to species richness. In addition, it may create barriers that favour endemism. For example, the Caribbean biota presents exceptionally high biodiversity with an endemism rate of up to 95.4% in some taxonomic groups of some islands, such as amphibians in Cuba (Rivalta-Gonzalez et al. 2014). Biogeographic studies in the Caribbean archipelago are numerous but do not concern all taxa. Most studies so far have focused on vertebrates (Hedges et al. 1992, Tavares and Simmons, 2000, Dávalos 2004, Camargo et al. 2009, Alonso et al. 2011) and terrestrial arthropods (Hollocher and Williamson 1996, Oneal et al. 2010, McHugh et al. 2014, Crews and Esposito 2020). These studies have shown that nonflying vertebrates (mammals, reptiles and amphibians) have close relatives in South America, that freshwater fish and flying vertebrates (birds and bats) have strong ties to North and Central America (Hedges 1996), and that terrestrial arthropods originate mainly from South America (McHugh et al. 2014) and partly from Central and North America (Crews and Esposito 2020, Davies and Bermingham 2002). Rodriguez-Silva and Schlupp (2021) demonstrated that after reaching the Caribbean archipelago, new colonizers experienced high speciation because of the new habitat conditions they had to adapt to, which led to significant endemism. The adaptive radiation of species in the Caribbean archipelago is probably best illustrated by *Anolis* lizards, with more than 150 species (Losos and Ricklefs 2009). In addition, *Calisto* spp., a Lepidoptera Nymphalidae endemic to the Caribbean archipelago, shows remarkable radiation, with ~52 species distributed across Hispaniola (36 species), Cuba (11), Puerto Rico (1), Anegada (1), Jamaica (1), and the Bahamas (2) (Aguila et al. 2017).

In contrast, little is known about the spatial distribution of aquatic invertebrates in the Caribbean. This is surprising since a majority of Caribbean islands include a variety of large lowland and mountain rivers and many lakes and wetlands (CEPF 2010). Despite their small size, some of these remote islands are recognized for their high species richness. For example, the Virgin and Cayman Islands are exhibiting a particularly high level of biodiversity/endemism (CEPF 2010). A majority of biogeographical research on Caribbean aquatic invertebrates consists of scattered taxonomic studies providing species checklists. The only study dealing with aquatic insect biogeography in the Caribbean islands was by Flint (1978) and was limited to Trichoptera and Odonata. The author showed that Trichoptera species were very highly endemic, with 80% of the species being known from only one island, whereas the Odonata species were much more widespread, with only 15% of the species restricted to a single island. It should be noted, however, that this study was restricted to the Greater Antilles (Cuba, Hispaniola, Jamaica and Puerto Rico) and the medium-sized islands (Guadeloupe, Martinique, Grenada, Dominica and St Vincent). Flint (1978) speculated that Trichoptera had only poorly colonized the other Caribbean islands not included in the study because of island isolation and low elevation, i.e. two major

factors conditioning Trichoptera species distribution. Indeed, Odonata are known to be good dispersers in other parts of the world, whereas Trichoptera are weaker dispersers (Bonada et al. 2012). This variation in species dispersal among taxa may partly explain the large-scale distribution of species and constitute a source of variation in the taxonomic composition and richness among Caribbean island aquatic communities (Bonada et al. 2012, Marqu   and Kolosa 2013).

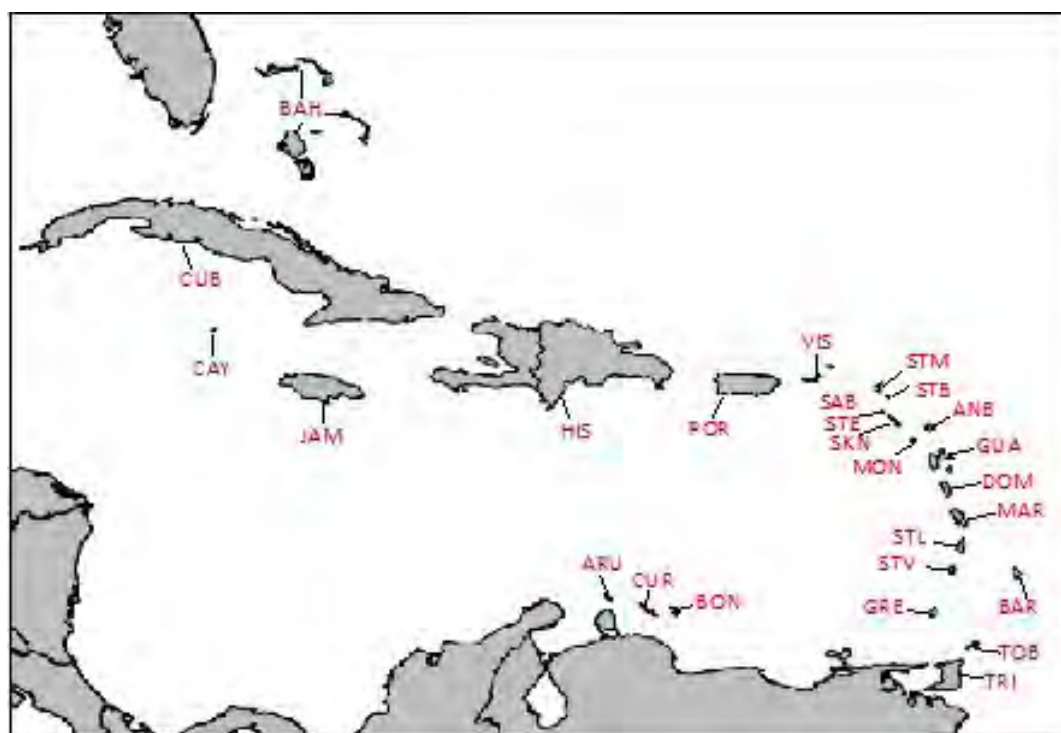
The main aim of this study was to quantify the relative contributions of geographical situation (area, distance from the mainland) and time of emergence of the islands, local environmental conditions (elevation, air temperature, rainfall) and dispersal ability of taxa in determining the overall species richness, endemic species richness and species composition of the aquatic entomofauna of the Caribbean islands. We achieved this based on a database of 1027 aquatic insect species across 26 GCUs assembled from the literature. Based on island biogeographic models and theories discussed above, we used our data to test four predictions: (1) Following TIB, we expected island area and distance to island to be the main driver of species richness with a higher richness in larger islands and a lower richness for remote islands. In addition, due to the SIE, if speciation rate increases with island area, a transition zone (threshold) should occur with a steeper relationship for larger than for smaller islands. (2) Due to ontogenetic changes (see GDM), we expected older and younger islands (higher rate of extinction) to exhibit lower species richness than middle-stage islands. (3) The size of the distribution ranges of species should reflect their varying dispersal abilities, with good dispersers (e.g. Odonata) having larger spatial distribution than

weaker dispersers (e.g. Ephemeroptera). (4) Local environmental variables should secondarily influence species richness, endemism and composition of the Caribbean islands.

## Materials and Methods

### *The Caribbean archipelago*

The Caribbean is a vast archipelago that extends between Florida and Venezuela and consists of approximately 7,000 islands and islets of varying sizes covering an area of 234,000 km<sup>2</sup> (Ridvan (2007) (Fig. 1). The Caribbean archipelago encompasses three groups of islands: (1) the Greater Antilles (Cuba, Hispaniola, Puerto Rico and Jamaica), located at the north end and which represent 90% of the total area (GA in Table 1); (2) the Lesser Antilles, located at the centre and southern end, include small and medium-size islands, which are subdivided into middle stage (early emerged) and younger (late emerged) islands (noted LA<sub>a</sub> and LA<sub>b</sub> respectively in Table 1); and (3) the Cayman Islands, the Bahamas and the Turks and Caicos Islands (OT in Table 1). Note that Aruba, Bonaire, Curacao, Trinidad and Tobago are usually included in the Lesser Antilles only due to their size, but here they were included into the third group for the purpose of our study (OT in Table 1). Most Caribbean islands arose from volcanic activities, with the exceptions of Barbados (accretion prism), Bahamas (accumulation of carbonate marine sediment) and Trinidad (fragmentation of South American continent) (Cruse 2014), and emerged at distinct geological times (Graham 2003; Table 1). Relief greatly varies across the Caribbean archipelago, comprising low-altitude islands (e.g., Cayman Islands



**Figure 1.** Map of the Caribbean archipelago showing the 26 selected GCUs. The acronyms of GCUs are given in Table 1.



**Table 1.** Geographical and local variables gathered for this study in each GCU with their acronyms, their geological origin and emergence period (AGE) and geographical grouping (GA=Greater Antilles, LA<sub>a</sub> = ancient Lesser Antilles, LA<sub>b</sub> = recent Lesser Antilles, OT = Other) (DFM = distance from mainland; AREA = unit area; CLIM= climate heterogeneity, classes 4 and 5 were grouped; TMax and TMin = maximum and minimum annual air temperature; RMax and RMin = maximum and minimum annual rainfall; see Appendix S3 for references).

| Unit                         | Grouping        | Acronym | Origin                       | AGE<br>(10 <sup>6</sup> y.) | DFM<br>(km) | AREA<br>(km <sup>2</sup> ) | ELEV<br>(m) | CLIM | TMax<br>(°C) | TMin<br>(°C) | RMax<br>(mm) | RMin<br>(mm) | PERM |
|------------------------------|-----------------|---------|------------------------------|-----------------------------|-------------|----------------------------|-------------|------|--------------|--------------|--------------|--------------|------|
| Antigua and Barbuda          | LA <sub>a</sub> | ANB     | Volcanic                     | 50-20                       | 692.0       | 442                        | 402         | 2    | 31           | 22           | 1,708        | 667          | 0    |
| Aruba                        | OT              | ARU     | Volcanic                     | 125-80                      | 27.3        | 193                        | 184         | 1    | 30           | 27           | 800          | 200          | 0    |
| Bahamas                      | OT              | BAH     | Sedimentary uplift           | 0.1                         | 202.1       | 13,943                     | 64          | 3    | 34           | 15           | 1,600        | 600          | 0    |
| Barbados                     | LA <sub>b</sub> | BAR     | Accretion prism              | 50-0.12                     | 356.7       | 432                        | 336         | 2    | 31           | 20           | 1,875        | 1,500        | 0    |
| Bonaire                      | OT              | BON     | Volcanic                     | 125-80                      | 90.0        | 288                        | 239         | 1    | 32           | 26           | 1,050        | 200          | 0    |
| Cayman                       | OT              | CAY     | Volcanic                     | 40-30                       | 493.8       | 259                        | 20          | 1    | 29           | 25           | 1,800        | 300          | 0    |
| Cuba                         | GA              | CUB     | Volcanic                     | 125-80                      | 200.0       | 110,992                    | 1,972       | 4    | 31           | 25           | 2,518        | 1,279        | 200  |
| Curaçao                      | OT              | CUR     | Volcanic                     | 125-80                      | 67.0        | 444                        | 375         | 1    | 32           | 26           | 1,100        | 220          | 0    |
| Dominica                     | LA <sub>b</sub> | DOM     | Volcanic                     | 20-1.6                      | 497.8       | 754                        | 1,447       | 1    | 32           | 26           | 9,000        | 1,245        | 365  |
| Grenada                      | LA <sub>b</sub> | GRE     | Volcanic                     | 50-20                       | 137.6       | 344                        | 840         | 2    | 32           | 19           | 3,500        | 1,500        | 71   |
| Guadeloupe                   | LA <sub>b</sub> | GUA     | Volcanic                     | 33.3-1.6                    | 574.9       | 1707                       | 1,467       | 3    | 32           | 20           | 4,000        | 1,000        | 55   |
| Hispaniola                   | GA              | HIS     | Volcanic                     | 125-80                      | 572.0       | 80,000                     | 3,087       | 5    | 35           | 15           | 3,000        | 400          | 152  |
| Jamaica                      | GA              | JAM     | Volcanic                     | 125-80                      | 668.0       | 11,264                     | 2,255       | 3    | 31           | 15           | 5,800        | 762          | 100  |
| Martinique                   | LA <sub>b</sub> | MAR     | Volcanic                     | 20-1.6                      | 416.0       | 1,128                      | 1,397       | 3    | 31           | 25           | 4,000        | 1,200        | 70   |
| Montserrat                   | LA <sub>a</sub> | MON     | Volcanic                     | 20-1.6                      | 657.0       | 104                        | 915         | 1    | 31           | 22           | 2,000        | 1,250        | 0    |
| Puerto Rico                  | GA              | PUE     | Volcanic                     | 125-80                      | 732.4       | 8,959                      | 1,338       | 1    | 31           | 22           | 4,500        | 850          | 100  |
| Saba                         | LA <sub>b</sub> | SAB     | Volcanic                     | 20-1.6                      | 773.5       | 13                         | 887         | 1    | 29           | 24           | 2,250        | 490          | 0    |
| St Kitts and Nevis           | LA <sub>b</sub> | SKN     | Volcanic                     | 20-1.6                      | 706.3       | 269                        | 1,156       | 2    | 32           | 18           | 3,800        | 1,000        | 1    |
| St Barth                     | LA <sub>a</sub> | STB     | Volcanic                     | 50-20                       | 787.8       | 25                         | 273         | 1    | 32           | 23           | 1,300        | 450          | 0    |
| St Eustatius                 | LA <sub>b</sub> | STE     | Volcanic                     | 20-1.6                      | 741.9       | 22                         | 870         | 1    | 28           | 25           | 1,300        | 520          | 0    |
| St Lucia                     | LA <sub>b</sub> | STL     | Volcanic                     | 20-1.6                      | 341.4       | 616                        | 951         | 1    | 33           | 20           | 3,420        | 1,265        | 37   |
| St Martin                    | LA <sub>a</sub> | STM     | Volcanic                     | 50-20                       | 802.2       | 87                         | 484         | 1    | 31           | 22           | 1,150        | 450          | 0    |
| St Vincent and<br>Grenadines | LA <sub>b</sub> | STV     | Volcanic                     | 20-1.6                      | 272.2       | 389                        | 1,234       | 1    | 31           | 24           | 3,800        | 1,500        | 15   |
| Tobago                       | OT              | TOB     | Continental<br>fragmentation | 125-80                      | 105.1       | 300                        | 567         | 3    | 31           | 22           | 2,500        | 400          | 15   |
| Trinidad                     | OT              | TRI     | Continental<br>fragmentation | 125-80                      | 14.8        | 4,828                      | 940         | 3    | 31           | 21           | 2,980        | 570          | 55   |
| Virgin Islands               | LA <sub>a</sub> | VIS     | Volcanic                     | 125-80                      | 791.3       | 505                        | 521         | 1    | 29           | 24           | 1,580        | 450          | 0    |



with an elevation of 20 m maximum) and islands with peaks beyond 3000 m a.s.l. (e.g., Hispaniola, 3087 m; [countrystudies.us](https://www.countrystudies.us); <https://www.worldatlas.com>). In addition, climatic conditions vary from arid tropical to humid tropical with temperatures ranging between 15°C and 35°C and rainfall ranging between 200 and 9000 mm per year (<https://www.meteo.cw/>; <http://en.climate-data.org>).

### Study sites

Since there is a large number of very small islands in the Caribbean archipelago, we combined groups of islands into GCU. For example, we considered Cuba and its 4,194 satellite islands and islets as one GCU. Likewise, the Bahamas, which comprises 700 secondary islands, was considered a single GCU. Finally, twin islands such as St Kitts and Nevis, St Vincent and Grenadines, and Antigua and Barbuda were considered together. In total, we retained 26 GCUs (omitting Anguilla and the Turks and Caicos Islands due to a lack of available data and not shown on Fig. 1).

### Species inventories

We gathered species inventories on each island based on research works including doctoral theses and scientific papers, Proceedings and United Nations Convention on Biological Diversity (CBD) reports and checklists using “Caribbean aquatic insects” as keywords. Several online databases (e.g., <https://www.odonatacentral.org>; <https://sites.google.com/site/distributionaldatabase>) or Web portal (e.g., <https://www.gbif.org>; <https://www.dutchcaribbeanspecies.org>, especially for ARU, BON, CUR, SAB, STE and STM) were also considered to complete our database. Part of the gathered information was verified by a leading scientist (F. Meurgey, pers. com.). References that were used to gather data are available as Supplementary Information (Appendix S1). Ten orders of aquatic insects were initially considered: Coleoptera, Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Megaloptera, Odonata, Plecoptera and Trichoptera. Due to insufficient information for all groups in all GCUs (Appendix S2), we retained only the four best documented orders, namely, Odonata, Coleoptera, Trichoptera and Ephemeroptera (OCTE), which also represented different dispersal abilities (see Bonada et al. 2012). The validity of the name of each species was checked using the Interagency Taxonomic Information System (ITIS) to avoid synonymous species names, and we checked whether each species lived in aquatic habitats with the Catalogue of Life (<https://www.catalogueoflife.org/>) and the Dutch Caribbean Species Register (<https://www.dutchcaribbeanspecies.org>).

### Geographical and local variables

We documented two variables associated with TIB: unit area (AREA in Table 1, Meditz and Hanratty 1987; <https://www.countrystudies.us>; <https://www.worldatlas.com>) and the minimum distance from the mainland (DFM in Table 1). This value was obtained from the measurement of the shortest approximate

distance of each unit from South America, North America and Central America using Google Earth™. For each GCU, we also documented the maximum elevation (ELEV in Table 1; Meditz and Hanratty 1987; <https://www.countrystudies.us>; <https://www.worldatlas.com>), climate heterogeneity by counting the number (from 1 to 5) of different climates occurring in each GCU (CLIM in Table 1, see Appendix S3 for references), annual minimum and maximum air temperature (TMin and TMax, respectively, in Table 1), annual minimum and maximum rainfall (RMin and RMax, respectively, in Table 1), number of permanent streams (PERM in Table 1; see Appendix S3 for references), and the approximate period of emergence of units (AGE in Table 1; see Appendix S3 for references).

### Data analyses

We investigated the island species area-relationships (ISAR) using piecewise regression models (Matthews and Rigal 2021). Seven models were considered: continuous one- and two-threshold, discontinuous one- and two-threshold, left-horizontal one- and two-threshold and linear. Models with the smallest BIC were selected as the best models for depicting the ISAR of overall OCTE species richness and of each OCTE order separately, respectively.

To analyse the spatial patterns in species richness and composition, we constructed a neighbouring graph (Fig. S1) from a spatial matrix that contained as many rows and columns as the number of GCUs, assigning a value of ‘1’ if two units were neighbours among the 26 GCUs and ‘0’ for ‘otherwise’ in the *i*th row and the *j*th column of the matrix. We linked a unit to its nearest neighbour considering the shortest path between units. We further quantified the spatial autocorrelation among GCUs in terms of species richness using Moran’s *I* (1950) statistics (Cliff and Ord 1973). Positive and significant Moran’s *I* values indicate that nearby GCUs have similar spatial patterns, whereas negative values indicate the opposite. All Moran’s *I* values were further tested using Monte Carlo permutations (999 runs). The above computations were performed for the whole OCTE data and for each OCTE order separately, respectively.

We computed both overall OCTE species richness and species richness of each OCTE group separately using the species presence-absence table elaborated from our literature review. In addition, to assess patterns of endemism, we calculated the number of species that were unique to each GCU, i.e., endemic species. We calculated the endemism rate for combined OCTE and for each OCTE order separately, respectively, as the ratio between the number of endemic species and total number of species.

Prior to statistical analyses, we used a variance inflation factor (VIF) to assess multicollinearity in our variables (Zuur et al. 2010). We separated the variable AGE (Table 1) into three components, i.e. the start of emergence (not used in analysis, see below), the end of emergence and the duration of emergence (difference between the two previous values).

We used generalized linear modelling (GLM) to assess the effects of area, distance from the mainland, time of emergence, and local variables and their interactions on freshwater insect species richness. We used a negative binomial error for overall OCT and each OCT order separately, and Poisson error for Ephemeroptera, which gave a more normal distribution of residuals. Models were selected using a stepwise approach based on Akaike's information criterion (AIC). Likelihood ratio tests allowed us to compare the deviance of each selected model and a null model (no effect). To assess the effects of area, distance from mainland, time of emergence, and local variables on overall OCTe endemism rate and on the endemism rate of each OCTe order, we used the *logit* model with a quasi-binomial error distribution to account for potential overdispersion (see McCullagh and Nelder 1989). For model selection here, we used the quasi-likelihood form of Akaike's information criterion (QAIC). The statistical significance of model parameters was estimated by an analysis of deviance (validated by "F" tests, McCullagh and Nelder 1989) between a null model (no effect) and a model that included the selected explanatory variables. To address the strength of variables in models, we computed effect sizes as the exponential of GLM coefficients, which represents incidence rate ratios (IRR) for negative binomial regression and odds ratios (OR) for quasi-poisson or poisson regression. A value close to 1 represented a small effect size for a given variable. The magnitude of a value above 1 demonstrated a proportional size effect of the variable.

Finally, for assessing the similarity of GCUs in terms of species composition, we used nonmetric multidimensional scaling with the Jaccard distance index (NMDS, Minchin 1987). We further considered two types of grouping: the three groups of GCUs as

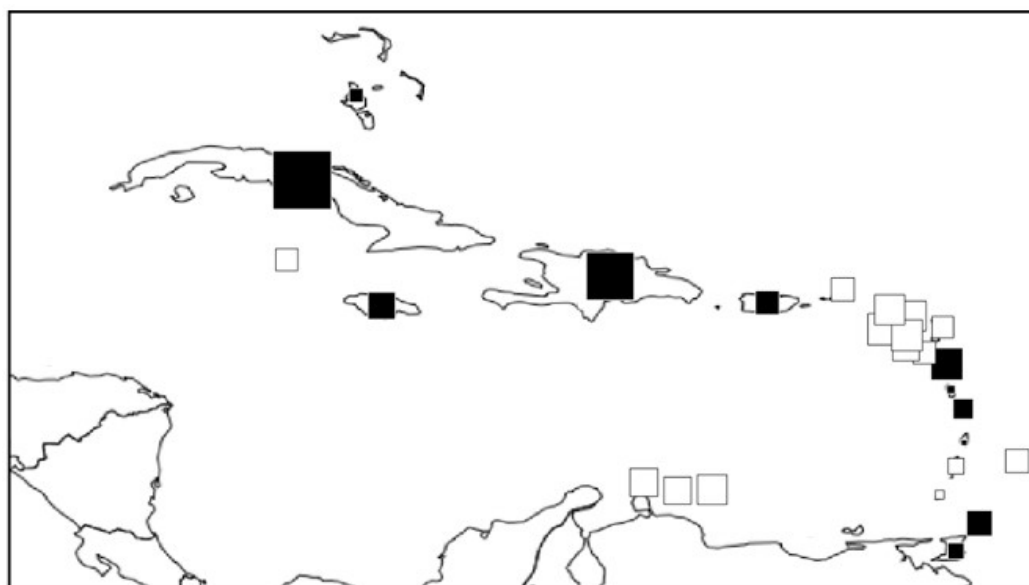
described in the material and methods (see above) and a grouping provided by cutting the tree generated with Jaccard distance according to the Ward's maximization criterion (Murtagh and Legendre 2014). We further computed an Analysis of Similarities (ANOSIM), which provided an ANOSIM R statistic for each grouping and an associated simulated probability (permutation procedure) to assess the strength of groupings. Geographical variables (area, distance from mainland) and environmental variables (climate heterogeneity, temperature and rainfall), as well as the end and duration of emergence were fitted to the NMDS ordination to allow visualisation of their contribution to the NMDS ordination. The goodness of fit was assessed by a squared correlation coefficient and the significance of the variance explained was obtained from the permutation of environmental variables.

All data analyses were carried out using R software version 4.0.3 (R Development Core Team 2020) and the *ade4* (Thioulouse et al. 2018), *vegan* (Oksanen et al. 2016) and *MASS* (Venables and Ripley 2002) packages. Specific graphics were displayed using the *adegraphics* (Siberchicot et al. 2017), *pixmap* (Bivand et al. 2011), *spdep* (Bivand and Wong 2018) and *sars* (Matthews et al. 2019, Matthews and Rigal 2021) packages.

## Results

### Species richness

Our database of OCTe Caribbean aquatic entomofauna included 1027 species comprising 192 Odonata, 360 Coleoptera, 405 Trichoptera, and 70 Ephemeroptera. Cuba was the richest GCU (390 species, Fig. 2), followed by Hispaniola (290), whereas some islands, such as St Eustatius or Saba, hosted

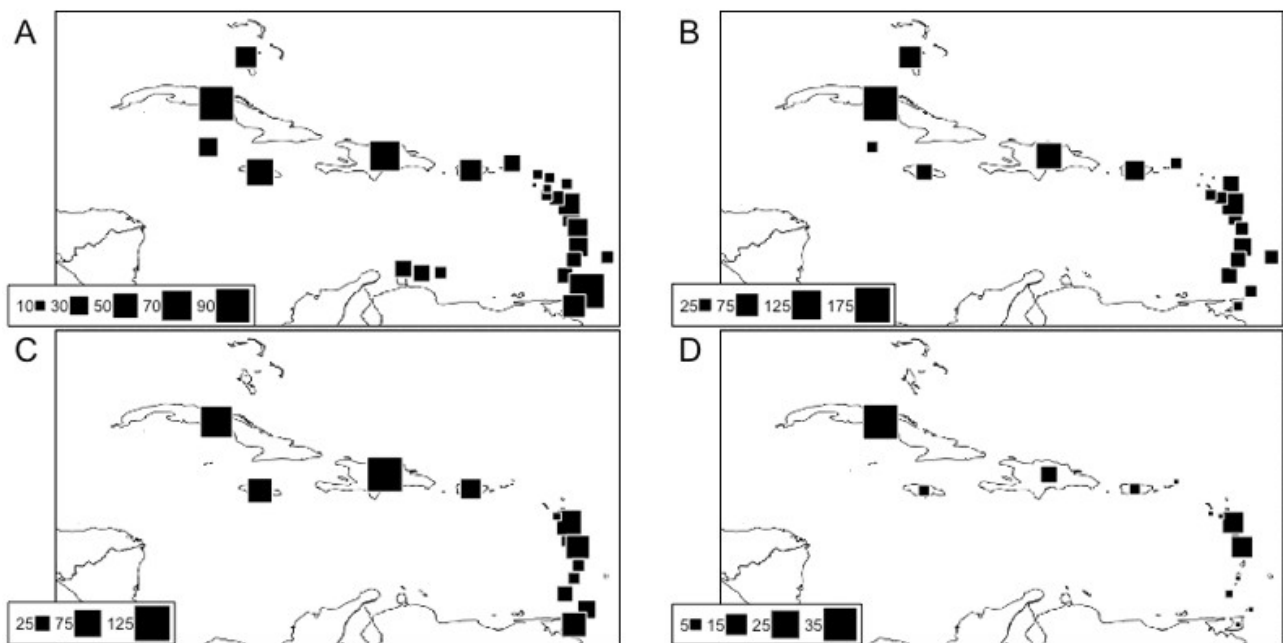


**Figure 2.** Mapping of the overall species richness of combined Odonata, Coleoptera, Ephemeroptera and Trichoptera (OCTe) in each studied GCU centered on the mean richness across GCUs. The size of squares is proportional to the absolute scaled richness. Open and closed symbols represent values below and above the mean, respectively.

only a few species (6 and 4 species, respectively). Odonata were present in all GCUs, whereas Coleoptera, Trichoptera and Ephemeroptera were absent from 2, 10, and 12 GCUs, respectively (Fig. 3). ISAR analyses demonstrated at least one threshold for overall OCTE species richness and for each OCTE insect orders (Fig. 4, Table 2). Continuous one-threshold models fitted overall OCTE and Coleoptera species richness, respectively, whereas discontinuous two-threshold models fitted Ephemeroptera species richness, respectively (Fig. 4, Table 2). Continuous one-threshold model fitted Odonata species richness if accounting for all GCUs but if omitting the extremely high value

of Odonata richness in TOB, the model turned to a linear relationship with island area. Discontinuous two-threshold models fitted Trichoptera species richness but when omitting the extremely low value of Trichoptera richness in BAH, the best fitted model for this order was linear (Fig. 4, Table 2).

Looking at spatial patterns, the overall richness had a significantly positive Moran's *I* value ( $MI=0.473$ , simulated  $P=0.020$ ). Coleoptera and Odonata had significant positive Moran's *I* values ( $MI=0.425$ ,  $P=0.016$ ,  $MI=0.463$ ,  $P=0.008$ , respectively), whereas Ephemeroptera and Trichoptera demonstrated no



**Figure 3.** Mapping of the Odonata (A), Coleoptera (B), Trichoptera (C) and Ephemeroptera (D) species richness in each studied GCU.

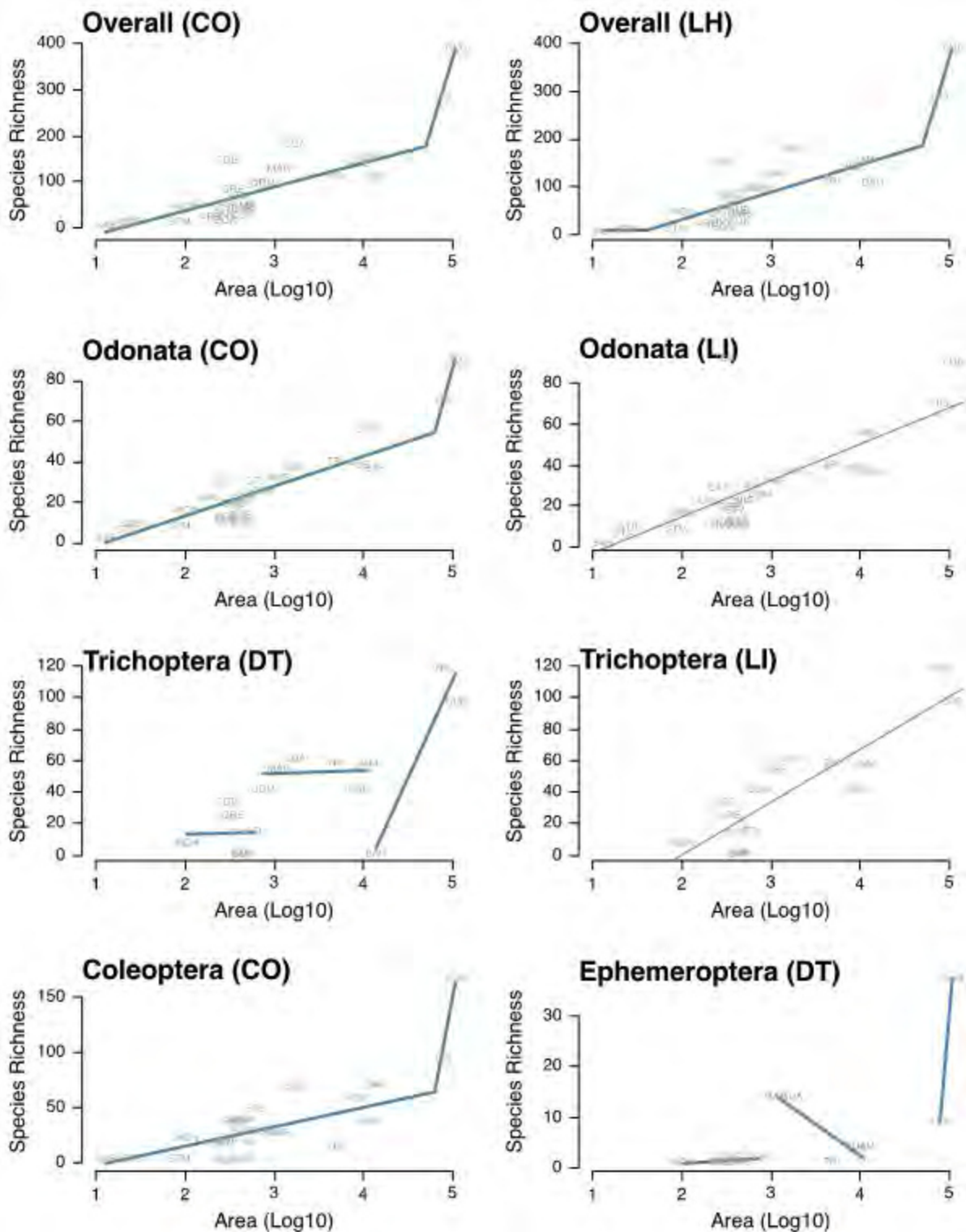
**Table 2.** Results of the best fit piecewise regression model (according to BIC (Bayesian Information Criterion) for the overall and for each taxonomic group of aquatic invertebrates studied (CO = Continuous One-Threshold, DT=Discontinuous Two-Thresholds, LI=Linear, LT=Left-Horizontal Two-Threshold). A second model is given (in parenthesis) for Overall OCTE, and for Odonata and Trichoptera after omitting Tobago (TOB) and BAH (Bahamas) values respectively. The log likelihood (LL), quality (AIC (Akaike Information Criterion), AICc (Akaike Information Criterion with a correction for small sample sizes), BIC),  $r$ -squared ( $R^2$ ) and adjusted  $r$ -squared ( $R^2_{adj}$ ) are given for each model as well as the log values of area threshold (Th1, Th2).

|             | Overall        | Coleoptera | Odonata        | Trichoptera   | Ephemeroptera |
|-------------|----------------|------------|----------------|---------------|---------------|
| Model       | CO (LT)        | CO         | LI (CO)        | DT (LI)       | DT            |
| LL          | -127.1 (126.8) | -97.4      | -108.9 (-80.6) | -61.4 (-62.0) | -27.2         |
| AIC         | 264.1 (265.6)  | 204.8      | 223.9 (171.1)  | 140.8 (130.0) | 72.3          |
| AICc        | 267.1 (270.0)  | 208.1      | 225.0 (174.3)  | 170.8 (132.2) | 117.3         |
| BIC         | 270.4 (273.2)  | 210.7      | 227.6 (177.2)  | 147.7 (132.2) | 78.1          |
| $R^2$       | 0.87 (0.87)    | 0.85       | 0.54 (0.91)    | 0.89 (0.79)   | 0.97          |
| $R^2_{adj}$ | 0.86 (0.86)    | 0.83       | 0.52 (0.90)    | 0.83 (0.77)   | 0.95          |
| Th1         | 11.0 (3.7)     | 11.2       | - (11.0)       | 6.4 (-)       | 6.6           |
| Th2         | - (11.0)       | -          | -              | 9.3 (-)       | 9.3           |

large-scale spatial patterns ( $MI=0.111$ ,  $P=0.189$  and  $MI=-0.099$ ,  $P=0.256$ , respectively).

Only the end of emergence (abbreviated AGE\_END) and duration (abbreviated DURA) passed the VIF test and were further considered in GLMs. VIF test also led to the removal of the variable PERM, which was

significantly correlated with ELEV ( $r=0.767$ ,  $P<4.8 \cdot 10^{-6}$ ), CLIM ( $r=0.531$ ,  $P<0.006$ ), and RMax ( $r=0.797$ ,  $P<1.1 \cdot 10^{-6}$ ). GLM showed that the distance from the mainland (DFM in Table 3) had a marginal effect on the overall and Trichoptera and Ephemeroptera species richness, whereas the area of units (AREA



**Figure 4.** Fit (blue lines) of the piecewise models for the overall and separate OCTE species richness against island area (Area (Log10)) (CO=Continuous One-Threshold; LH=Left Horizontal Two-Threshold, LI=Linear, DT=Discontinuous Two-Thresholds).



in Table 3) was a main driver of the overall and Odonata and Coleoptera species richness. The end of island emergence (AGE\_END in Table 3) had a significant positive effect on the overall richness and separate groups with the exception of Coleoptera and Ephemeroptera. Among local variables, climate heterogeneity (CLIM in Table 3) was a main driver of the overall and separate insect group richness, with the exception of Coleoptera. In addition, a minor interaction occurred between DFM and CLIM for the overall richness suggesting that the effect of CLIM was less important if DFM increased and vice versa (Table 3). Other local variables had a less pronounced effect. Elevation (ELEV in Table 2) influenced the overall richness and separate insect group species richness with the exception of Odonata and Trichoptera. Minimum rainfall (RMin in Table 3) significantly influenced the overall and Odonata. Minimum air temperature (TMin in Table 3) had a very marginal effect on Ephemeroptera species richness.

### Endemism

A total of 657 OCTE species were endemic to one GCU (i.e., 64% of the total number of species; Appendix S4). Trichoptera and Coleoptera had the highest number of endemic species [297 (28.9%) and 228 (22.2%), respectively], whereas Odonata and Ephemeroptera had a lower number of endemic species [75 (7.3%) and 57 (5.6%), respectively, see Table 4]. Cuba demonstrated the highest overall OCTE endemism (49.2%), followed by Hispaniola (44.8%) and Tobago (39.5%). For some GCUs, we found a much lower rate of endemism (e.g., Dominica, 3.1%; Cayman Islands, 2.1%) or even no endemic species in Saba, St Barthelemy, St Eustatius, St Martin, and the Virgin Islands (0%). The Odonata endemism

rate ranged between 1.8% (e.g., Jamaica) and 42.4% (Tobago), whereas the Trichoptera endemism rate ranged between 2.4% (Dominica) and 75.4% (Hispaniola) if Curaçao was omitted, which included only one Trichoptera species. Ephemeroptera species were restricted to the larger GCUs (Greater Antilles, Grenada, Guadeloupe and Martinique), and the endemism rate of this group ranged between 35.7% (Martinique) and 89.2% (Cuba). Grenada hosted only two Ephemeroptera species, among which one was endemic, leading to a 50% endemism rate. Finally, the Coleoptera endemism rate ranged between 5.6% (Caymans Islands) and 61.9% (Tobago) and Cuba hosted the highest number of endemic Coleoptera species.

According to GLM results, geographical variables had no or minor effects (DFM for Odonata and Coleoptera) on the endemism rate (Table 5). Climate heterogeneity was prominent in terms of explaining the endemism rate overall and that for separate insect groups, with exception of Trichoptera. The other local variables had no or minor effects (ELEV and RMin in Table 5) on the endemism rate.

### Species composition

NMDS performed on the species presence/absence provided a fairly good representation of units into two dimensions (Stress= 0.113). Grouping units into five groups provided a better separation (ANOSIM  $r=0.857$ ;  $P=0.001$ ) than using the four groups presented in Table 1 ( $r=0.272$ ;  $P=0.001$ ). To interpret the grouping, geographical and local variables were fitted to the NMDS ordination (Fig. 5A and Table 5). Island area (AREA in Table 5), climate heterogeneity (CLIM) and maximum precipitation (RMax) were the main variables associated to NMDS1. They were positively correlated with elevation (ELEV) and negatively

**Table 3.** Effect sizes (IRR (Incident Rate Ratio)) and confidence intervals of variables (in brackets) and their interactions explaining species richness overall and for each order of aquatic invertebrates studied obtained from GLM. Akaike's information criterion (AIC), the likelihood ratio (statistics with \*) and the associated probability ( $P$ ) are given for each GLM model except Ephemeroptera. For this latter group a Poisson model gave a better fit and we considered analysis of deviance (statistics with \*\*). Taxonomic groups are arranged by decreasing dispersal ability (DFM, distance from the mainland; AREA, covered by the GCU; AGE\_END, end of emergence process; ELEV, elevation; CLIM, climate heterogeneity; TMin, minimum air temperature; RMin and RMax minimum and maximum rainfall, respectively).

| Variable   | Overall              | Odonata              | Coleoptera           | Trichoptera          | Ephemeroptera         |
|------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|
| DFM        | -                    | -                    | -                    | 1.0 [1.0,1.0]        | 1.0 [1.0,1.0]         |
| AREA       | 1.7 [1.3,2.2]        | 1.4 [1.0,1.7]        | 2.3 [1.8,2.9]        | -                    | -                     |
| AGE_END    | 3.2 [1.4,7.2]        | 2.9 [1.5,5.4]        | -                    | 3.2 [1.3,8.4]        | -                     |
| ELEV       | 0.9 [0.9,1.0]        | 0.9 [0.9,1.0]        | -                    | 1.0 [1.0,1.1]        | -                     |
| CLIM       | 2.7 [1.5,4.7]        | 1.4 [1.1,1.7]        | -                    | 1.6 [1.2,2.0]        | 3.6 [2.7,5.1]         |
| TMin       | -                    | -                    | -                    | -                    | 1.0 [1.0,1.0]         |
| RMax       | 1.0 [1.0,1.0]        | 1.0 [1.0,1.0]        | -                    | -                    | -                     |
| RMin       | 1.1 [1.0,1.2]        | -                    | 1.1 [1.0,1.1]        | -                    | 1.1 [1.0,1.2]         |
| DFM:CLIM   | 0.9 [0.9,1.0]        | -                    | -                    | -                    | -                     |
| AIC        | 245.7                | 201.8                | 195.5                | 136.1                | 61.3                  |
| Statistics | 58.4*                | 36.6*                | 32.5*                | 28.6*                | 126.8**               |
| $P$        | $3.2 \cdot 10^{-10}$ | $7.3 \cdot 10^{-07}$ | $8.7 \cdot 10^{-08}$ | $9.4 \cdot 10^{-06}$ | $<2.2 \cdot 10^{-16}$ |

correlated with minimum air temperature (TMin). Distance from the mainland (DFM) and area (AREA) were the main variables significantly and positively related to NMDS2, whereas minimum air temperature (TMin) was negatively related to NMDS1 and NMDS2.

End or duration of emergence (AGE\_END and DURA in Table 5) were not related to the NMDS ordination.

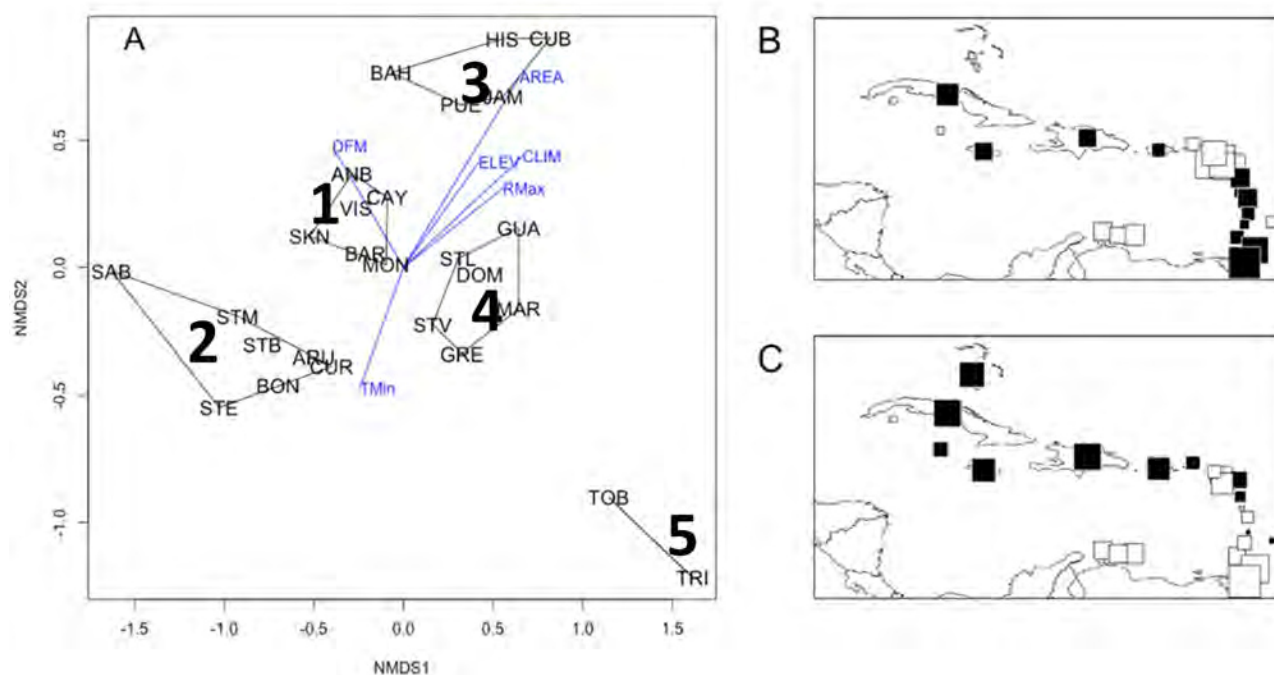
The four variables having the highest fit ( $R^2$  values in Table 5) included by decreasing order AREA, CLIM, RMax and DFM. As a result, two gradients could be put to the fore from the NMDS ordination (Fig. 5A). A

**Table 4.** Number of endemic species and species richness in each GCU. Values are given for overall and for each OCTE group. The number before “/” represents the number of endemic species, and the number after “/” represents the total richness (see acronyms of units in Table 1)

| Unit | Overall | Odonata | Coleoptera | Trichoptera | Ephemeroptera |
|------|---------|---------|------------|-------------|---------------|
| ANB  | 3/49    | 0/10    | 3/39       | -/-         | -/-           |
| ARU  | 2/22    | 2/22    | -/-        | -/-         | -/-           |
| BAH  | 22/107  | 3/36    | 19/70      | 0/1         | -/-           |
| BAR  | 3/42    | 0/13    | 3/28       | 0/1         | -/-           |
| BON  | 1/13    | 1/12    | 0/1        | -/-         | -/-           |
| CAY  | 1/47    | 0/29    | 1/18       | -/-         | -/-           |
| CUB  | 192/390 | 13/90   | 73/166     | 73/97       | 33/37         |
| CUR  | 4/25    | 3/22    | 0/2        | 1/1         | -/-           |
| DOM  | 3/96    | 0/25    | 2/28       | 1/41        | 0/2           |
| GRE  | 17/83   | 0/19    | 11/37      | 5/25        | 1/2           |
| GUA  | 41/180  | 0/37    | 20/68      | 15/61       | 6/14          |
| HIS  | 130/290 | 8/70    | 27/93      | 89/118      | 6/9           |
| JAM  | 47/155  | 1/56    | 4/37       | 39/58       | 3/4           |
| MAR  | 32/126  | 1/32    | 10/26      | 16/54       | 5/14          |
| MON  | 6/46    | 1/16    | 4/22       | 1/7         | 0/1           |
| PUE  | 34/140  | 0/38    | 8/57       | 23/41       | 3/4           |
| SAB  | 0/4     | 0/2     | 0/2        | -/-         | -/-           |
| SKN  | 2/28    | 0/10    | 2/17       | -/-         | 0/1           |
| STB  | 0/11    | 0/9     | 0/2        | -/-         | -/-           |
| STE  | 0/6     | 0/6     | -/-        | -/-         | -/-           |
| STL  | 16/93   | 0/30    | 15/48      | 1/15        | -/-           |
| STM  | 0/10    | 0/8     | 0/2        | -/-         | -/-           |
| STV  | 9/68    | 0/18    | 7/35       | 2/14        | 0/1           |
| TOB  | 58/147  | 39/92   | 13/21      | 6/33        | 0/1           |
| TRI  | 34/113  | 3/40    | 6/14       | 25/58       | 0/1           |
| VIS  | 0/43    | 0/23    | 0/19       | -/-         | 0/1           |

**Table 5.** Effect size (OR (Odd Ratios) and associated confidence intervals (in brackets) of geographical and local variables explaining overall endemism rate and that for each order of aquatic invertebrates studied obtained from GLM. Taxonomic groups are arranged by decreasing dispersal ability (see Table 1 for the acronyms of variables). The quasi-likelihood form of Akaike's information criterion (QAIC), the value of the analysis of deviance (F) and associated probability (P) are given for each GLM model.

| Variable | Overall               | Odonata               | Coleoptera            | Trichoptera           | Ephemeroptera  |
|----------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------|
| DFM      | -                     | 1.0 [1.0,1.0]         | 1.0 [1.0,1.0]         | -                     | -              |
| ELEV     | -                     | -                     | -                     | 1.1 [1.0,1.2]         | -              |
| CLIM     | 2.3 [1.7,3.0]         | 1.9 [1.1,3.1]         | 1.9 [1.4,2.7]         | -                     | 3.4 [1.4,11.4] |
| RMin     | -                     | -                     | -                     | 0.9 [0.8,1.0]         | -              |
| QAIC     | 13.5                  | 8.7                   | 17.5                  | 18.2                  | 20.7           |
| F        | 37.7                  | 10.0                  | 14.4                  | 8.8                   | 7.2            |
| P        | 2.4 10 <sup>-06</sup> | 7.6 10 <sup>-04</sup> | 1.1 10 <sup>-04</sup> | 3.8.10 <sup>-03</sup> | 0.012          |



**Figure 5.** Results of NMDS performed on the species presence/absence. (A) Position of GCUs (acronyms are available in Table 1) along the first and second NMDS dimensions (noted NMDS1 and NMDS2, respectively). Blue vectors correspond to the position of geographical and local variables (see acronyms in Table 1) having a statistically significant  $r$ -squared (see Table 6). The five clusters are identified by a number (see text for further details). Mapping of the first (B) and second (C) NMDS unit scores. The size of squares is proportional to the absolute value. Open and closed symbols represent values below and above zero, respectively.

**Table 6.** Relative contributions of the geographical and local variables to NMDS ordination arranged by decreasing squared correlation coefficient ( $R^2$ ), and the simulated probability ( $P$ ), i.e., statistical significance of  $R^2$  for each variable (ns:  $P > 0.05$ ; see Table 1 for the acronyms of variables). Note that only statistically significant variables ( $P < 0.05$ ) are displayed in Fig. 5.

| Variable | $R^2$ | $P$   |
|----------|-------|-------|
| AREA     | 0.822 | 0.001 |
| CLIM     | 0.530 | 0.001 |
| RMax     | 0.339 | 0.017 |
| DFM      | 0.320 | 0.011 |
| ELEV     | 0.291 | 0.022 |
| TMin     | 0.237 | 0.037 |
| AGE_END  | 0.060 | ns    |
| DURA     | 0.083 | ns    |
| TMax     | 0.198 | ns    |
| RMin     | 0.163 | ns    |

first gradient isolated a group noted 5 in Fig 5A (Tobago (TOB), Trinidad (TRI)), with the shortest distance to mainland, from group noted 4 including 6 units (e.g. Martinique (MAR), Guadeloupe (GUA), St. Lucia (STL)) with an intermediate distance to mainland, and group noted 1-3 representing highland with longer

distance from mainland. A second gradient separated the smallest islands (group 2;  $< 80 \text{ km}^2$ ) from mid-size (group 1;  $< 300 \text{ km}^2$ ; group 4;  $< 700 \text{ km}^2$ ) and largest units ( $> 26,000 \text{ km}^2$ ). Group 5 also included large-size islands ( $\sim 1200 \text{ km}^2$ ).

## Discussion

Altogether, our results partially or completely supported our expectations. First, the overall species richness of the Caribbean aquatic entomofauna taxa (OCTE) studied depended on the area of GCUs and, with few exceptions (i.e. Trichoptera if one GCU was removed), demonstrated one or two thresholds in the context of the Small Island effect. Second, ontogenetic stage of islands only partially impacted aquatic insect richness in the expected way. Third, Coleoptera and Odonata species, which have good dispersal abilities, were more widely distributed than Trichoptera and Ephemeroptera, which have poorer dispersal abilities. Fourth, OCTE species richness and composition in the GCUs were weakly influenced by geographic distance from the mainland, whereas local environmental conditions were good predictors of species richness, endemism and composition of OCTE taxa

### Species area relationships

Overall, while unit area was a major driver of species richness, our results demonstrated varying responses according to the taxonomic order considered, which

confirm other authors' work showing a taxonomic and context dependency of the ISAR (e.g. Gao et al. 2019). Trichoptera and Ephemeroptera demonstrated no increase in richness with increasing area suggesting the existence of a small island effect (SIE, Lomolino and Weiser 2001) for island below  $\sim 760$  km<sup>2</sup> surface area. When considering the second "best model", overall OCTE species richness also shows such a SIE. SIEs have been observed several times in the literature and are generally associated with stochastic events that structure small island communities (Gao et al. 2019) contrasting with communities of medium-sized and large islands mainly determined by ecological processes and speciation, respectively (Lomolino and Weiser 2001). In contrast, overall species richness across OCTE taxa (if considering the first "best" model), as well as of Odonata and Coleoptera demonstrated an initial slow rate of species richness increase (below  $\sim 79,000$  km<sup>2</sup>) with increasing area followed by a steeper slope concerning essentially Hispaniola (HIS) and (Cuba).

These differences in ISAR models among taxonomic groups may reflect ecological differences among the orders. Differences in relief (elevation) regardless of area can specifically explain the SIEs observed for Trichoptera since elevation is known for driving Trichoptera species distribution (Bass 2003). For example, though being the third largest island, BAH being the second lowest GCU in elevation (see Table 1) had only one Trichoptera species. In addition, the Cayman Islands having the lowest elevation do not contain any Trichoptera species. For Ephemeroptera, differences in climate among GCUs regardless of area can specifically explain the observed SIEs, since most Ephemeroptera species present in the Caribbean were found on GCU with high climate heterogeneity (see Table 1).

### *Ontogenetic changes*

The emergence of Caribbean islands occurred at different geological periods and their initial areas depended on the magma production rate and the magnitude of eruptions (Jackson 2013). This geological complexity makes it difficult to detect the effect of ontogenetic changes on species richness as expected in our study. For example, our results showed that the older volcanic islands had a greater specific richness than the younger islands. This is in contradiction with island biogeographical models, which generally predict progressive increase in species richness from younger volcanic islands (early colonisation) toward middle-age islands and a decrease in species richness in older islands due to a progressive decrease in area through time (erosion leading to reduction in habitat diversity) (Valente et al. 2014). Given their ongoing volcanic activities, the small recent volcanic islands are considered by some authors at the beginning of their emergence (Jackson 2013). As a result, their young age could explain their lower specific richness. Alternatively, the positive relationship between age and overall species richness on larger islands may be due to a high speciation rate common in insular tropical environments (Whittaker et al. 2008). This

pattern should compensate and even exceed the rate of extinction on the larger islands (Chen and He 2009, Valente et al. 2014). Given this complexity, only phylogenetic studies could shed light on the effects of ontogenetic changes by estimating colonization and speciation times.

### *Dispersal abilities of the Caribbean aquatic entomofauna*

The values of Moran's  $I$  obtained by our analyses were consistent with our predictions on the distribution patterns of our study groups associated to their varying dispersal abilities. Odonata and Coleoptera are considered good dispersers, whereas Ephemeroptera are weak dispersers and Trichoptera are moderate dispersers (Bonada et al. 2012, Sarremejane et al. 2020), and our study showed that Odonata and Coleoptera had higher Moran's  $I$  values than Trichoptera or Ephemeroptera. Species richness of all OCTE taxa combined as well as each OC order displayed a significant positive spatial autocorrelation in the Caribbean archipelago, suggesting that close GCUs generally have similar freshwater invertebrate species richness. This resemblance in species richness among close GCUs suggests easier dispersal, which facilitates the movement of individuals from one GCU to another (Bass 2003) since good dispersers are generally good colonizers (e.g., McLachlan 1985). Geographically close units may also share a range of similar ecological niches that favour the establishment of species after arrival (Nekola and White 1999). The fact that the statistical test for Trichoptera gave a positive Moran's  $I$  value, whereas Ephemeroptera did not, may be due to their wider range of ecological requirements (Bonada et al. 2004). Indeed, Trichoptera are known to colonize springs, small streams, large rivers, lakes and wetlands (Hering et al. 2009), whereas many Ephemeroptera require more specific habitats (Sartori and Brittain 2015). In our study, among the two taxa with lower dispersal abilities, the taxon with the highest ecological requirements (Ephemeroptera) had fewer species than the richer group (Trichoptera). Thus, we can assume that there is a combination of endogenous (dispersal ability of taxa) and exogenous (environmental conditions, topographical variables) factors that regulate the species composition of the Caribbean OCTE groups, in agreement with the findings of Bonada et al. (2012).

### *Relative contribution of variables*

#### *Species richness and endemism*

Our results partially confirm the theory of classical biogeography in that island area is a major driver of species richness of OCTE insect communities, whereas the smallest distance to the mainland has only a marginal effect on Trichoptera and Ephemeroptera richness. As a first explanation, the geographical conformation of the Caribbean archipelago adjoining three main lands may cause the OCTE species to have diverse origins. For instance, Crews and Esposito (2020) found that of the 10 genera of terrestrial arthropods



studied, five originated from South America, one from North America, one from Central America, and three from two or all three of these main lands. As another example, in a biogeographical study of two species of Caribbean Heliconiidae (Lepidoptera), *D. iulia* was shown to originate from South America, whereas *Heliconius charithonia* originated from Central America (Davies and Bermingham 2002). Only a phylogeographic study of the taxonomic composition of Caribbean aquatic entomofauna and of the adjacent mainland would allow us to clarify this issue, and this was out of the scope of this research.

Among local variables, climate heterogeneity was a fairly good predictor for the overall OTE species richness and for separated OTE orders and the major predictor of the overall and separated endemism of the Caribbean OCE orders. This result that was somewhat expected because several studies have already shown that tropical climatic conditions are one of the major elements responsible for diversification and speciation on islands (Hua and Wiens 2013) as shown for reptiles (Gifford and Larson 2008), amphibians (Rodríguez et al. 2010, Alonso et al. 2011), and freshwater fishes (Doadrio et al. 2009).

The absence of influence of climate heterogeneity on the Coleoptera richness may result from their stronger resistance to environmental constraints due to their physiological and morphological adaptations, such as sclerotization (Hammond 1979, Lawrence and Britton 1994), and they are known to display a large variety of ecologies and life habits (Miller and Bergsten 2016). We found a positive minor relationship between elevation and Trichoptera species richness, which suggests a decrease in richness similar to that observed elsewhere (Miserendino and Brand 2007, Blinn and Ruiter 2009, Maltchik et al. 2009). Indeed, as indicated above, Trichoptera are known to colonize high elevation habitats (Haidekker and Hering 2008, Cogo et al. 2020) with higher dissolved oxygen content and lower temperature (Serna et al. 2015) that may favour species diversification (e.g. Bass 2003, Statzner and Dolédec 2011). The almost total lack of effects of temperature on the richness of OTE insects may be explained by the common low temperature range in tropical regions. Only Ephemeroptera species richness was positively but marginally influenced by the minimum air temperature. Ephemeroptera species are sensitive to high temperatures and droughts (Sartori and Brittain 2015). This result may explain their narrower distribution and their absence from small Caribbean islands with more severe climatic conditions. For example, *Callibaetis floridanus* (Baetidae), known to live in lentic and even temporary habitats (Merritt et al. 2008), was the only Ephemeroptera species present on the Virgin Islands, which have no or few permanent water courses. Barber-James (2007) also recorded the absence of Ephemeroptera on remote islands such as the Tristan da Cunha Archipelago and Gough Island.

### Species composition

The species composition of Caribbean islands is the product of multiple factors, including their

periodic disturbance by tropical storms, island age and geological origin, which drive the physical and chemical properties of freshwater bodies (Bass 2003). NMDS analysis revealed a spatially organized OTE species composition among Caribbean GCUs according to geographical and local filtering conditions, but not island age as expected from our fourth hypothesis. The initial grouping based on area and emergence age hardly separated groups of GCUs. In contrast, the species composition of the largest GCUs, with high climatic diversity and elevation, was clearly distinct from that of the smallest GCUs. In addition, the species composition of islands closer to South America differed significantly from those farther (see Fig. 4). We found that the species composition may greatly vary among smaller islands, as already observed by Bass (2003), which underlines the uniqueness of these environments. This difference among groups of geographic units is expected since differences in environmental conditions favour the establishment and diversification of species on larger and more heterogeneous units (Schluter 2000). Oceanic barriers may also limit the movement of individuals according to their dispersal ability (see above), as it has been shown that island isolation limits gene flow among populations and favours differentiation, (Benavides et al. 2007). Whereas geographical variables (area and distance from mainland) are usually seen as major drivers of island fauna (MacArthur and Wilson 1967), we found that local filtering (climate heterogeneity and maximum rainfall) explained as much of the species composition. These results are in the line of the findings of other authors (Lack 1976, Gros-Désormeaux 2012). In addition, the amount of freshwater environment is obviously linked to rainfall (Bass 2003).

### Limitation of the study

Our study provides an analysis of the four best documented insect groups (Appendix S2). Only the information for 26 GCUs could be gathered. From the species accumulation curves computed for the OTE groups, Odonata and Coleoptera seem rather well documented in our database, whereas the three other groups seem far from reaching a “plateau”, suggesting the need for including more sites (Fig. S2). However, we accumulated species by GCU, which represented various sampling units. As a result, the plateau may be reached if considering all sampling units. Unfortunately, it is very difficult from checklists, reports or even papers to get the exact locality of samplings, which would have helped to provide more accurate species accumulation curves. We collected information on 6 additional insect orders, using the same documents as for OTE orders (Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Megaloptera, Plecoptera). Only one Hymenoptera family occurred on one unit (DOM). Lepidoptera identified at the family or genus level appeared on 8 units, and one Megaloptera species on one unit (CUB) was found in our literature review. The data that we gathered for Diptera concerned only species known as vectors of disease, which may bias

the distribution among islands. Diptera has long been considered as indicating poor water quality whereas this group has a large range of sensitivity to impairment (Serra et al. 2017) and could be given more focus in the area. The two Plecoptera species found in our literature review concerned only Trinidad and Tobago, and should be given more focus as this group is known to be highly sensitive to water quality impairment of (Lenat 1988). In contrast Hemiptera species were well documented and inhabited nearly all GCUs. We decided not to include them in this study to keep a balance between good (Odonata, Coleoptera) and weak dispersers (Trichoptera and Ephemeroptera). In addition, the GCUs were variously documented (see Appendix S2). Cuba was the best documented followed by Guadeloupe, Puerto-Rico, Jamaica, Martinique, Hispaniola and Dominique which cumulate more than 50% of the documents covered. Notably, the island area hardly affected our results since these GCUs represent a range between small (Dominique) and large (Cuba) GCUs.

Another limitation of our study is that we did not account for the effect of human populations on species richness patterns in our GCUs. Gao et al. (2019) explained that because larger islands are generally more populated, human-mediated dispersal of species among large islands are facilitated resulting in a slope lowering of SAR. However, this seemed not to affect our results because the slope of SAR for larger islands was steep. In addition, Hispaniola (HIS) comprises two countries (Haiti and Dominican Republic). Haiti has been highly deforested, which could have affected the integrity of rivers whereas the Dominican Republic has better preserved its forested areas. In spite of this, in our data set, Hispaniola remains the second richest island in OCTE.

Building a database like ours was time consuming and we advocate aquatic entomologists working in the Caribbean to implement a database of freshwater invertebrates such as those developed elsewhere (e.g. Schmidt-Kloiber et al. 2019). There is an urgent need to collect this information since freshwater ecosystems are among the most endangered in the world (Dudgeon et al. 2015) and due to its high endemism, the Caribbean rivers require the highest concern.

## Conclusions

Finally, the combination of geographical and local filtering variables in our study, with the exception of Coleoptera that was mainly influenced by island area and Ephemeroptera that was mainly influenced by local variables, partially supports the biogeographic conceptual model of Lomolino (2000). This result is also in line with a recent study by Vilmy et al. (2021), who showed a generally more balanced situation between dispersal and niche processes for aquatic macroinvertebrates in comparison to other taxa. However, in our study, the local variables were restricted to climate, but other variables, such as the chemical properties of water and the nature of the substrate, require consideration. Our study

remains preliminary since our database needs to be further developed by completing our database with other insect groups and conducting phylogeographic research. Such research would allow confirming endemic species and specifying the level and nature of speciation to better understand the origin of Caribbean biota, which is still under debate. Our results confirm that the observation that climatic conditions are one of the major elements responsible for diversification and speciation on islands holds for freshwater invertebrates. The high overall endemism rate found in the Caribbean freshwater biota urges for more conservation effort of this area under the threat of rising anthropogenic disturbances.

## Acknowledgements

Chevelie Cineas received funds from the French Embassy in Haiti in the context of a co-tutelle PhD thesis between the University of Lyon 1 (France) and the State University of Haiti (Haiti). This work was also performed under the auspice of the EUR H2O'Lyons (ANR-17-EURE-0018) of Université de Lyon (UdL) within the program 'Investissements d'Avenir' operated by the French National Research Agency (ANR). This article was previously edited for proper English language, grammar, punctuation, spelling and overall style by two highly qualified native English-speaking editors at American Journal Experts (certification verification key: 747A-2FFD-117D-C8B5-6BC3).

## Author Contributions

CC and SD conceived the ideas; CC elaborated the database; CC and SD analysed the data; and CC led the writing with assistance from SD.

## Data Accessibility

The database supporting the findings presented in this study are accessible via the Dryad digital repository at <https://doi.org/10.5061/dryad.vhhmgqntx>.

## Supplementary Material

The following materials are available as part of the online article at <https://escholarship.org/uc/fb>

**Figure S1:** Location of the 26 selected GCUs with a blue line joining them by considering the shortest path

**Figure S2.** Species accumulation curves for each insect order under study. Sites stands for GCUs. [[Q2: Q2]]

**Appendix S1.** List of references and websites used to elaborate the database of aquatic Caribbean insects

**Appendix S2.** Number of documents considered for each freshwater invertebrate group in each GCU

**Appendix S3.** List of documents and websites used to elaborate the environmental data set

**Appendix S4.** List of endemic species of the four insect orders under study and their GCU

## References

- Aguila, R.N., Pérez-Asso, A.R. & Genaro, J.A. (2017) Taxonomic reassessment of species within the *Chrysaoros* group of *Callisto* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae). *Invertebrate Systematics*, 31, 747–764. <https://doi.org/10.1071/is17001>
- Alonso, R., Crawford, A.J. & Bermingham, E. (2011) Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: Peltophryne) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography*, 39, 434–451. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02594.x>
- Barber-James, H.M. (2007) Freshwater invertebrate fauna of the Tristan da Cunha islands (South Atlantic Ocean), with new records for Inaccessible and Nightingale Islands. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 62, 24–36. <https://doi.org/10.1080/00359190709519194>
- Bass, D. (2003) A comparison of freshwater macroinvertebrate communities on small Caribbean islands. *BioScience*, 53, 1094–1100. [https://www.cepf.net/sites/default/files/final\\_french\\_caribbean\\_ep.pdf](https://www.cepf.net/sites/default/files/final_french_caribbean_ep.pdf)
- Benavides, E., Baum, R., McClellan, D. & Sites Jr, J.W. (2007). Molecular phylogenetics of the lizard genus *Microlophus* (Squamata: Tropiduridae): aligning and retrieving indel signal from nuclear introns. *Systematic Biology*, 56, 776–797. [https://www.cepf.net/sites/default/files/final\\_french\\_caribbean\\_ep.pdf](https://www.cepf.net/sites/default/files/final_french_caribbean_ep.pdf)
- Bivand, R.S. & Wong, D.W.S. (2018) Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *TEST*, 27, 716–748. <https://doi.org/10.1007/s11749-018-0599-x>
- Bivand, R.S., Leisch, F. & Maechle, M. (2011) Pixmap: Bitmap Images. R package version 0.4-11.
- Blinn, D.W. & Ruiter, D.E. (2009) Caddisfly (Trichoptera) assemblages along major river drainages in Arizona. *Western North American Naturalist*, 69, 299–308. <https://doi.org/10.3398/064.069.0303>
- Bonada, N., Dolédec, S. & Statzner, B. (2012) Spatial autocorrelation patterns of stream invertebrates: exogenous and endogenous factors. *Journal of Biogeography*, 39, 56–68. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02562.x>
- Bonada, N., Zamora-Muñoz, C., Rieradevall, M. & Prat, N. (2004) Ecological profiles of caddisfly larvae in Mediterranean streams: implications for bioassessment methods. *Environmental Pollution*, 132, 509–521. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.05.006>
- Camargo, A., Heyer, W.R. & de Sá, R.O. (2009) Phylogeography of the frog *Leptodactylus validus* (Amphibia: Anura): patterns and timing of colonization events in the Lesser Antilles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 571–579. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.07.004>
- CEPF, Critical Ecosystem Partnership Fund (2010) Profil d'écosystème. Hotspot de la biodiversité des îles des Caraïbes. BirdLife International Report. Available at: [https://www.cepf.net/sites/default/files/final\\_french\\_caribbean\\_ep.pdf](https://www.cepf.net/sites/default/files/final_french_caribbean_ep.pdf)
- Chen, X.Y. & He, F. (2009) Speciation and endemism under the model of island biogeography. *Ecology*, 90, 39–45.
- Cliff, A.D. & Ord, J.K. (1973) Spatial autocorrelation. London, Pion.
- Cogo, G.B., Martínez, J., Santos, S. & Graça, M.A. (2020) Caddisflies growth and size along an elevation/temperature gradient. *Hydrobiologia*, 847, 207–216. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04082-3>
- Crews, S.C. & Esposito, L.A. (2020) Towards a synthesis of the Caribbean biogeography of terrestrial arthropods. *BMC Evolutionary Biology*, 20, 1–27. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1576-z>
- Cruse, R. (2014) La géologie des îles de la Caraïbe et son influence sur les sociétés humaines. In: Caribbean Atlas (ed. by R. Cruse and K. Rhiney), pp. 1–27. Available at <http://www.caribbean-atlas.com/fr>
- Dávalos, L.M. (2004) Phylogeny and biogeography of Caribbean mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81, 373–394. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2003.00302.x>
- Davies, N. & Bermingham, E. (2002) The historical biogeography of two Caribbean butterflies (Lepidoptera: Heliconiidae) as inferred from genetic variation at multiple loci. *Evolution*, 56, 573–589. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2002\)056\[0573:thbotc\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2002)056[0573:thbotc]2.0.co;2)
- Doadrio, I., Perea, S., Alcaraz, L. & Hernández, N. (2009) Molecular phylogeny and biogeography of the Cuban genus *Girardinus* Poey, 1854 and relationships within the tribe



- Girardinini (Actinopterygii, Poeciliidae) Molecular Phylogenetics and Evolution, 50, 16–30. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.09.014>
- Fernández-Palacios, J.M., de Nascimento, L., Otto, R., Delgado, J.D., García-del-Rey, E., Arevalo, J.R. & Whittaker, R.J. (2011) A reconstruction of Palaeo-Macaronesia, with particular reference to the long-term biogeography of the Atlantic island laurel forests. *Journal of Biogeography*, 38, 226–246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02427.x>
- Flint Jr, O.S. (1978) Probable origins of the West Indian Trichoptera and Odonata faunas. In: *Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera* (ed. by M.I. Crichton), pp. 215–223. Springer, Dordrecht.
- Gao, D., Cao, Z., Xu, P. & Perry, G. (2019) On piecewise models and species – area patterns. *Ecology and Evolution*, 9, 8351–8361. <https://doi.org/10.1002/ece3.5417>
- Gifford, M.E. & Larson, A. (2008) In situ genetic differentiation in a Hispaniolan lizard (*Ameiva chrysolaema*): a multilocus perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 277–291. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.06.003>
- Graham, A. (2003) Geohistory models and Cenozoic paleoenvironments of the Caribbean region. *Systematic Botany*, 28, 378–386. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-28.2.378>
- Gros-Désormeaux, J.R. (2012) La biodiversité dans des territoires insulaires, approche théorique et perspectives de développement. *Développement durable et territoires économie, géographie, politique, droit, sociologie*, 3, 1–21. <https://doi.org/10.4000/developpementdurable.9241>
- Haidekker, A. & Hering, D. (2008) Relationship between benthic insects (Ephemeroptera, Plecoptera Coleoptera and Trichoptera) and temperature in small and medium-sized streams in Germany: a multivariate study. *Aquatic Ecology*, 42, 463–481. <https://doi.org/10.1007/s10452-007-9097-z>
- Hammond, P.M. (1979) Wing-folding mechanisms of beetles, with special reference to investigations of Adephagan phylogeny. In: *Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification* (ed. by T.L. Erwin, G.E. Ball, D.R. Whitehead and A.L. Halpern), pp. 113–180. Junk, The Hague.
- Hedges, S.B. (1996) Historical biogeography of the West Indian vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 163–196. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.163>
- Hedges, S.B., Hass, C.A. & Maxson, L.R. (1992) Caribbean biogeography: molecular evidence for dispersal in West Indian terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89, 1909–1913. <https://doi.org/10.1073/pnas.89.5.1909>
- Hering, D., Schmidt-Kloiber, A., Murphy, J., Lücke, S., Zamora-Muñoz, C., López-Rodríguez, M.J., Huber, T. & Graf, W. (2009) Potential impact of climate change on aquatic insects: a sensitivity analysis for European caddisflies (Trichoptera) based on distribution patterns and ecological preferences. *Aquatic Sciences*, 71, 3–14. <https://doi.org/10.1007/s00027-009-9159-5>
- Hollocher, H. & Williamson, M. (1996) Island hopping in *Drosophila*: patterns and processes. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 351, 735–743. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0068>
- Hua, X. & Wiens, J.J. (2013) How does climate influence speciation? *The American Naturalist*, 182, 1–12. <https://doi.org/10.1086/670690>
- Jackson, T A. (2013). A review of volcanic island evolution and magma production rate: an example from a Cenozoic island arc in the Caribbean. *Journal of the Geological Society*, 170, 547–556. <http://dx.doi.org/10.1144/jgs2011-166>
- Kraemer, A.C., Roell, Y E., ShooBs, N.F. & Parent, C.E. (2022) Does island ontogeny dictate the accumulation of both species richness and functional diversity? *Global Ecology and Biogeography*, 31, 123–137. <https://doi.org/10.1111/geb.13420>
- Lack, D. (1976) *Island biology*. Blackwell scientific publications, Oxford.
- Lawrence, J.F. & Britton, E.B. (1994) *Australian Beetles*. Melbourne University Press, Melbourne.
- Lomolino, M.K. (2000) Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, 27, 17–26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00377.x>

- Lomolino, M.V. & Weiser, M.D. (2001) Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography*, 28, 431–445. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00550.x>
- Losos, J.B. & Ricklefs, R. (2009) Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457, 830–836. <https://doi.org/10.1038/nature07893>
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Maltchik, L., Stenert, C., Spies, M.R. & Siegloch, A.E. (2009) Diversity and distribution of Ephemeroptera and Trichoptera in Southern Brazil Wetlands. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 82, 160–173. <https://doi.org/10.2317/jkes808.04.1>
- Matthews, T.J. & Rigal, F. (2021) Thresholds and the species – area relationship: a set of functions for fitting, evaluating and plotting a range of commonly used piecewise models in R. *Frontiers of Biogeography*, 13, e49404. <https://doi.org/10.21425/F5FBG49404>
- Matthews, T.J., Triantis, K.A., Whittaker, R.J. & Guilhaumon, F. (2019) sars: an R package for fitting, evaluating and comparing species–area relationship models. *Ecography*, 42, 1446–1455. <https://doi.org/10.1111/ecog.04271>
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989) Generalized Linear Models. Chapman & Hall, London.
- McHugh, A., Yablonsky, C., Binford, G. & Agnarsson, I. (2014) Molecular phylogenetics of Caribbean *Micrathena* (Araneae: Araneidae) suggests multiple colonisation events and single island endemism. *Invertebrate Systematics*, 28, 337–349. <https://doi.org/10.1071/IS13051>
- McLachlan, A. (1985) The relationship between habitat predictability and wing length in midges (Chironomidae). *Oikos*, 44, 391–397. <https://doi.org/10.1071/is13051>
- Meditz, S.W. & Hanratty, D.M., editors (1987) Caribbean islands: a country study. Washington: GPO for the Library of Congress. Available at <http://countrystudies.us/caribbean-islands/>
- Merritt, R.W., Cummins, K.W. & Berg, M.B. (2008) An introduction to the aquatic insects of North America. 4th edn, Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, Iowa.
- Minchin, P.R. (1987) An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations. *Vegetatio*, 69, 89–107. <https://doi.org/10.1007/bf00038690>
- Miserendino, M.L. & Brand, C. (2007) Trichoptera assemblages and environmental features in a large arid Patagonian river. *Fundamental and Applied Limnology*, 169, 307–318. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0169-0307>
- Moran, P.A.P. (1950) Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37, 17–23. <https://doi.org/10.2307/2332142>
- Murtagh, F. & Legendre, P. (2014) Ward's hierarchical agglomerative clustering method: which algorithms implement Ward's criterion? *Journal of Classification*, 31, 274–295. <https://doi.org/10.1007/s00357-014-9161-z>
- Nekola, J.C., & White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of biogeography*, 26, 867–878. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., et al. (2016) *Vegan: Community Ecology Package*. Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oneal, E., Otte, D. & Knowles, L.L. (2010) Testing for biogeographic mechanisms promoting divergence in Caribbean crickets (genus *Amphiacusta*). *Journal of Biogeography*, 37, 530–540. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02231.x>
- R Core Team (2020) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ridvan, A. (2007) A brief history of the Caribbean (Revised Edn.). New York, NY, Facts on File, Inc.
- Rivalta González, V., Rodríguez Schettino, L., Mancina, C.A. & Iturriaga, M. (2014) Amphibians of Cuba: checklist and geographic distributions. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 145, 1–48. <https://doi.org/10.5479/si.23317515.145.1>
- Rodriguez-Silva, R. & Schlup, I. (2021) Biogeography of the West Indies: a complex scenario for species radiations in terrestrial and aquatic habitats. *Ecology and Evolution*, 11, 2416–2430. <https://doi.org/10.1002/ece3.7236>
- Sarremejane, R., Cid, N., Stubbington, R. et al. (2020) DISPERSE, a trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data*, 7, 1–24. <https://doi.org/10.1101/2020.02.21.953737>

- Sartori, M. & Brittain, J.E. (2015) Order Ephemeroptera. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (ed. by J.H. Thorp and D.C. Rogers), 4th Edn, pp. 873-891. Academic Press, New York.
- Schluter, D. (2000) The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press.
- Serna, D.J., Tamaris-Turizo, C.E. & Gutiérrez Moreno, L.C. (2015) Spatial and temporal distribution of Trichoptera (Insecta) larvae in the Manzanares river Sierra Nevada of Santa Marta (Colombia). *Revista Biología Tropical*, 63, 465–477. <https://doi.org/10.15517/rbt.v63i2.15604>
- Siberchicot, A., Julien-Laferrrière, A., Dufour, A.B., Thioulouse, J. & Dray, S. (2017) adegraphics: an S4 lattice-based package for the representation of multivariate data. *The R Journal*, 9, 198–212. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-042>
- Statzner, B. & Dolédec, S. (2011) Phylogenetic, spatial, and species-trait patterns across environmental gradients: the case of Hydropsyche (Trichoptera) along the Loire River. *International Review of Hydrobiology*, 96, 121–140. <https://doi.org/10.1002/iroh.201111325>
- Tavares, V.C. & Simmons, N.B. (2000) Phylogenetic relationships and biogeography of short-faced stenodermatine bats: preliminary results and hypotheses. *Bat Research News*, 41, 143.
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.B., Siberchicot, A., Jombart, T. & Pavoine, S. (2018) Multivariate analysis of ecological data with ade4. Springer, New York.
- Triantis, K.A., Vardinoyannis, K., Tsolaki, E. P., Botsaris, I., Lika, K., & Mylonas, M. (2006) Re-approaching the small island effect. *Journal of Biogeography*, 33, 914–923. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01464.x>
- Valente, L. M, Etienne, R.S. & Phillimore, A.B. (2014) The effects of island ontogeny on species diversity and phylogeny. *Proceedings of The Royal Society B*, 281, 20133227. <https://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.3227>
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York.
- Vilmi, A., Gibert, C., Escarguel, G., et al. (2021) Dispersal–niche continuum index: a new quantitative metric for assessing the relative importance of dispersal versus niche processes in community assembly. *Annals of Ecology*, 44, 371–379. <https://doi.org/10.1111/ecog.05356>
- Whittaker, R. J., Fernández-Palacios, J. M., Matthews, T. J., Borregaard, M. K., & Triantis, K. A. (2017). Island biogeography: taking the long view of nature's laboratories. *Science*, 357(6354). <https://doi.org/10.1126/science.aam8326>
- Whittaker, R.J., Ladle, R.J., Araujo, M.B., Fernandez-Palacios, J.M., Delgado, J. & Arevalo, J.R. (2007) The island immaturity–speciation pulse model of island evolution: an alternative to the 'diversity begets diversity' model. *Ecography*, 30, 321–327. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04761.x>
- Whittaker, R.J., Triantis, K.A. & Ladle, R.J. (2008) A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography*, 35, 977–994. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01892.x>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2009.00001.x>

Submitted: 22 August 2021

First decision: 8 December 2021

Accepted: 26 April 2022

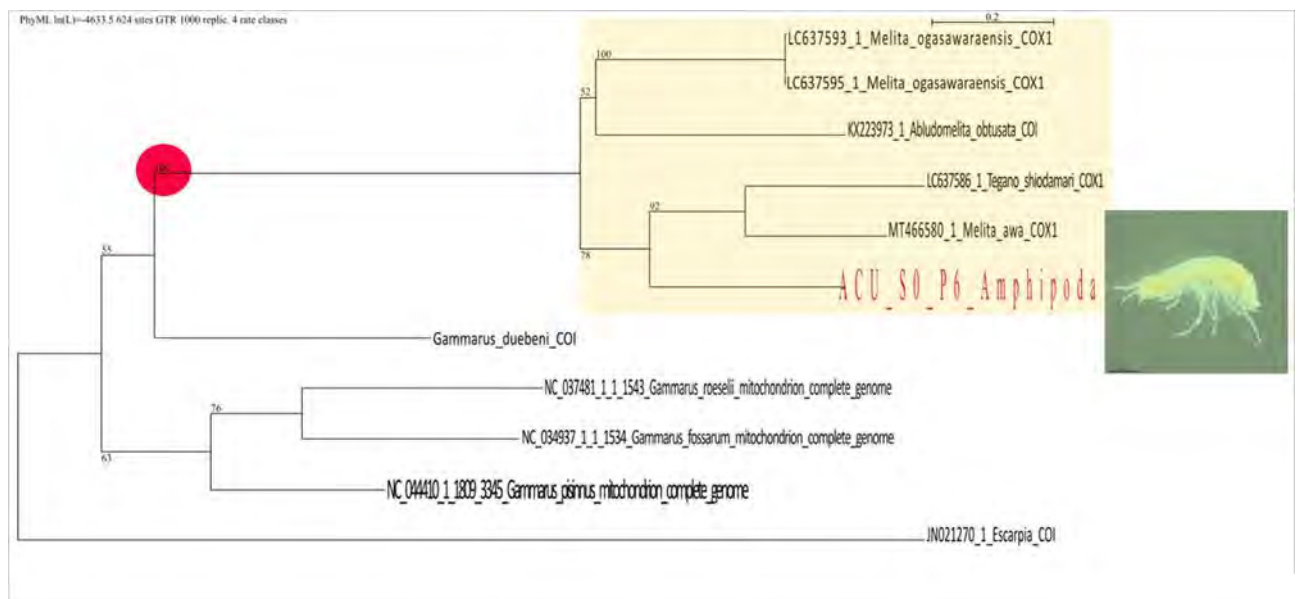
Edited by Alexandra Zieritz and Janet Franklin

## Annexe 2.

Arbres du maximum de vraisemblance (1000 réplicats bootstrap) résultant de l'analyse phylogénétique des séquences d'ADN (gène COI). Nos séquences sont codées par le nom de la rivière (ACU, PAP, ROS ou VOL) suivi de la station d'échantillonnage (S0, S1, S2, S3 ou 4) où le spécimen a été collecté et du nom de la famille. La séquence NC\_036680\_1\_Mus\_pahari\_mitochondrion, est le groupe externe utilisé pour enraciner les arbres. Les autres séquences sont celles tirées de Genbank.

### Annexe 2.1.

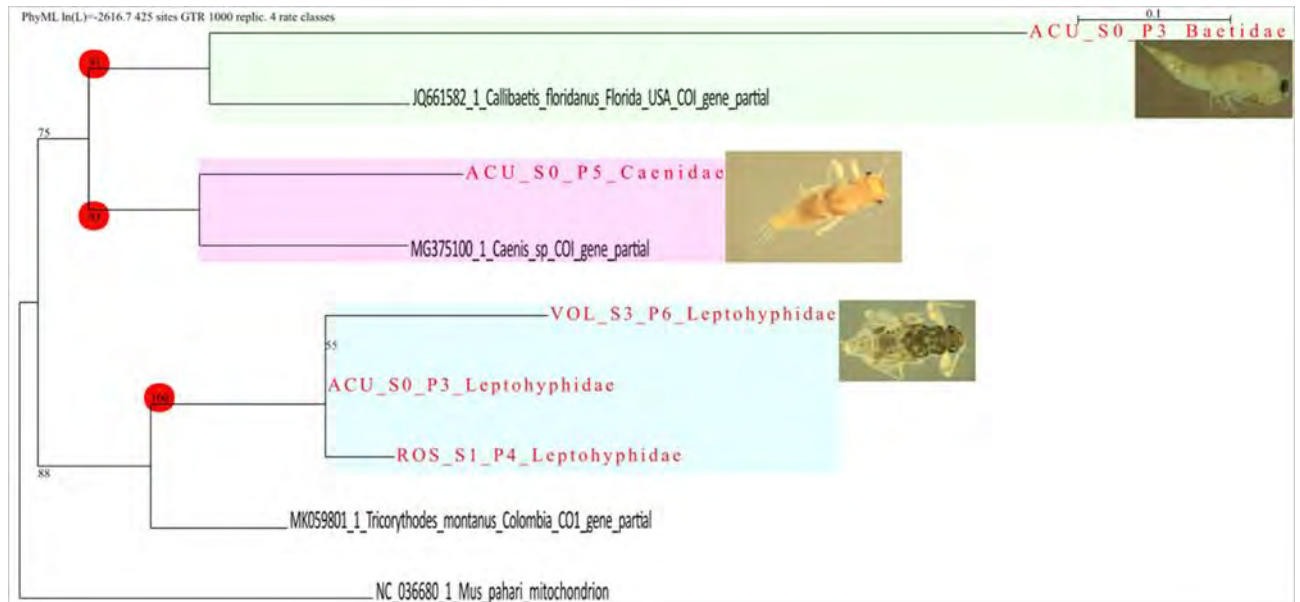
#### Analyse phylogénétique d'une séquence d'ADN d'Amphipoda





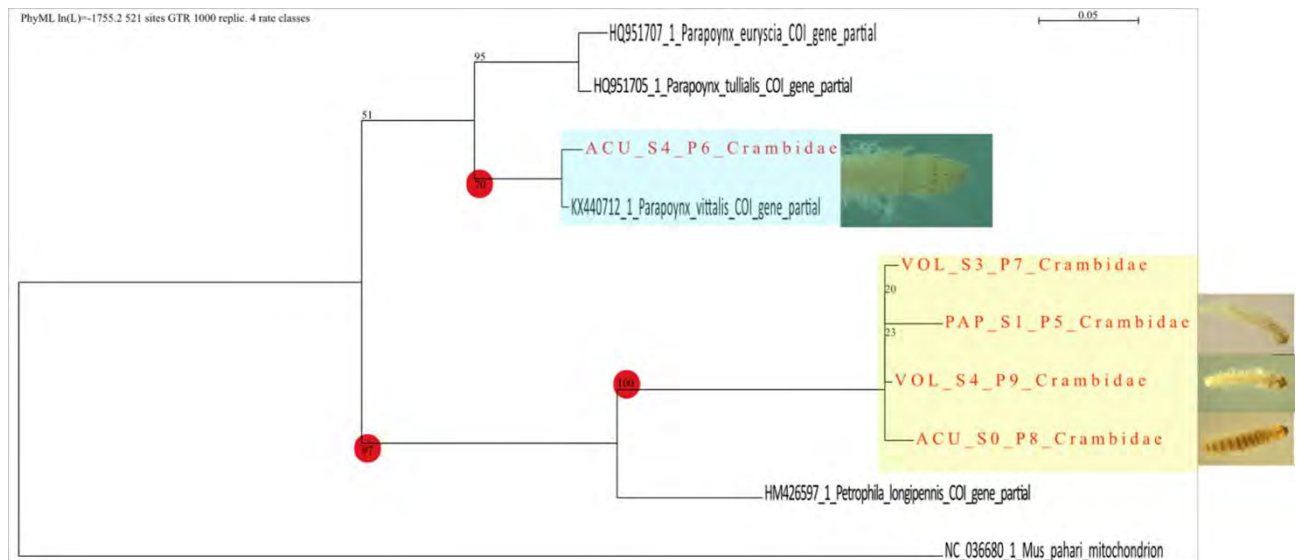
## Annexe 2.2.

### Analyse phylogénétique d'une séquence d'ADN (COI) des familles de Baetidae, Caenidae et Leptohyphidae (Ephemeroptera).



## Annexe 2.3.

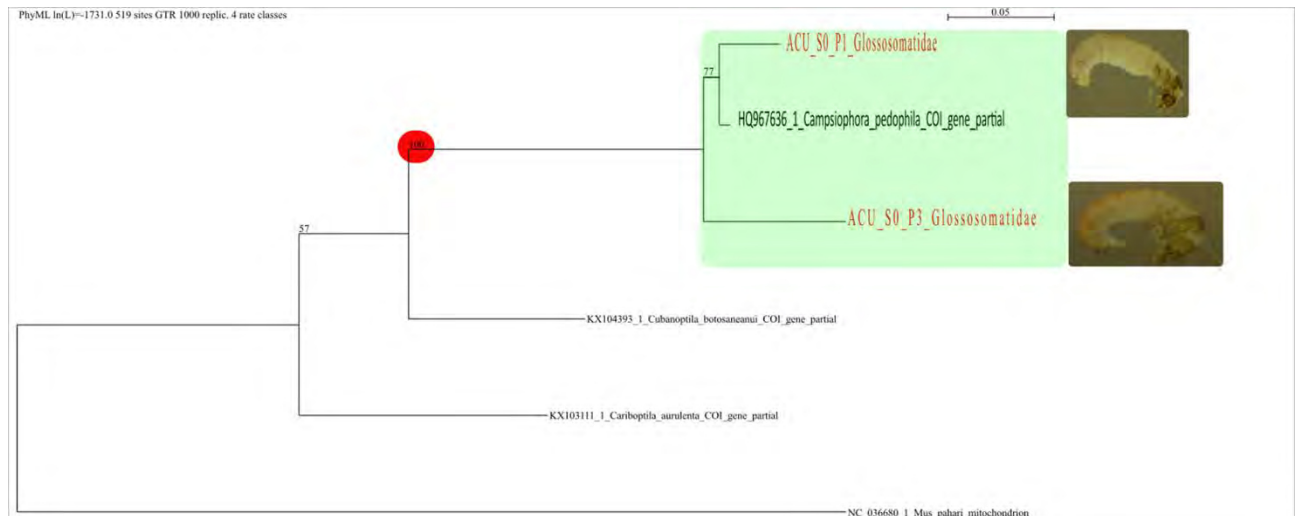
### Analyse phylogénétique d'une séquence d'ADN de la famille des Crambidae (Lepidoptera).





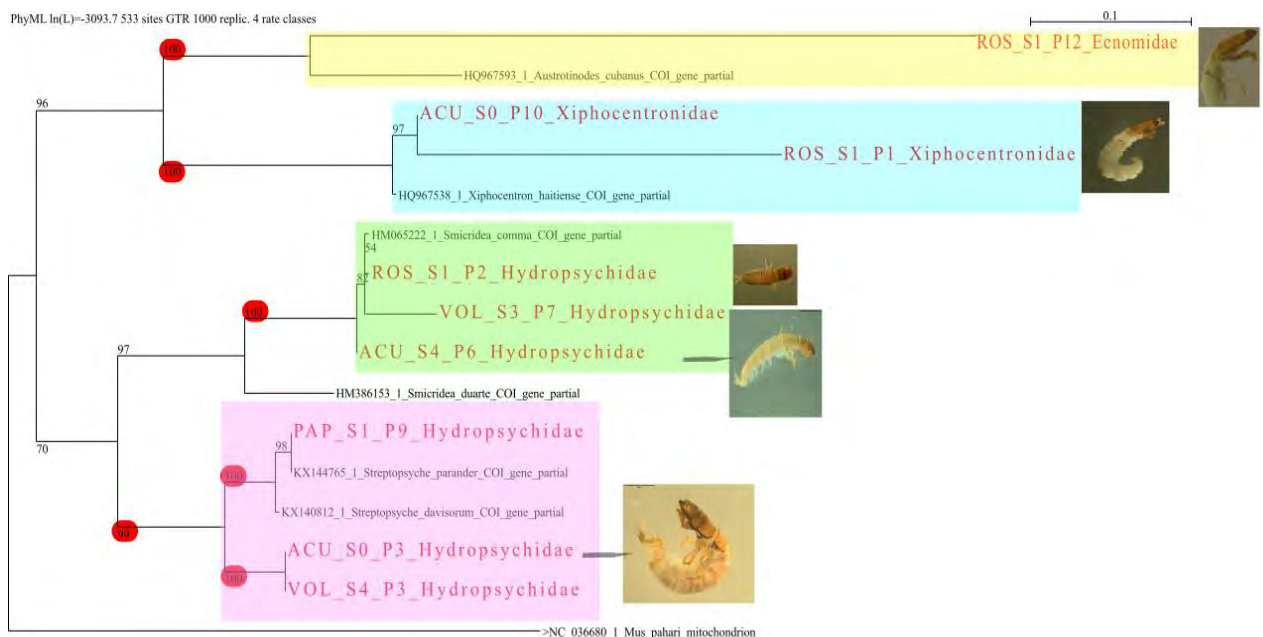
## Annexe 2.4.

### Analyse phylogénétique d'une séquence d'ADN de la famille des Glossosomatidae (Trichoptera).



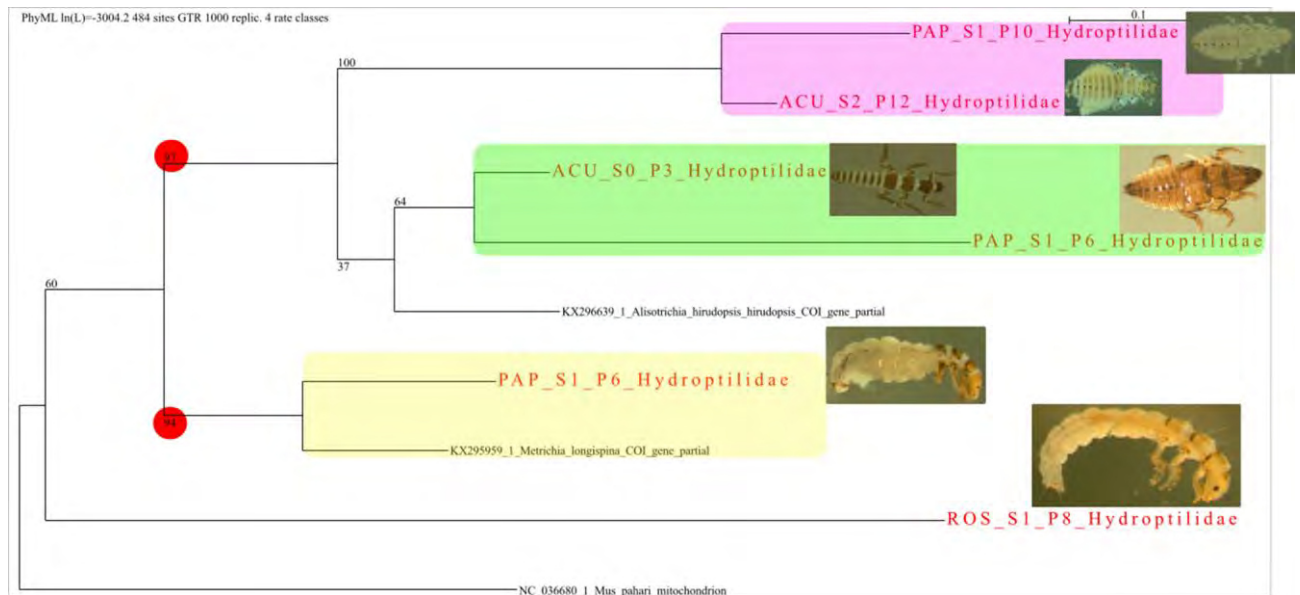
## Annexe 2.5.

### Analyse phylogénétique d'une séquence d'ADN de la Super-Famille des Hydropsychoidea (Ecnomidae-Hydropsychidae-Xiphocentronidae) (Trichoptera).



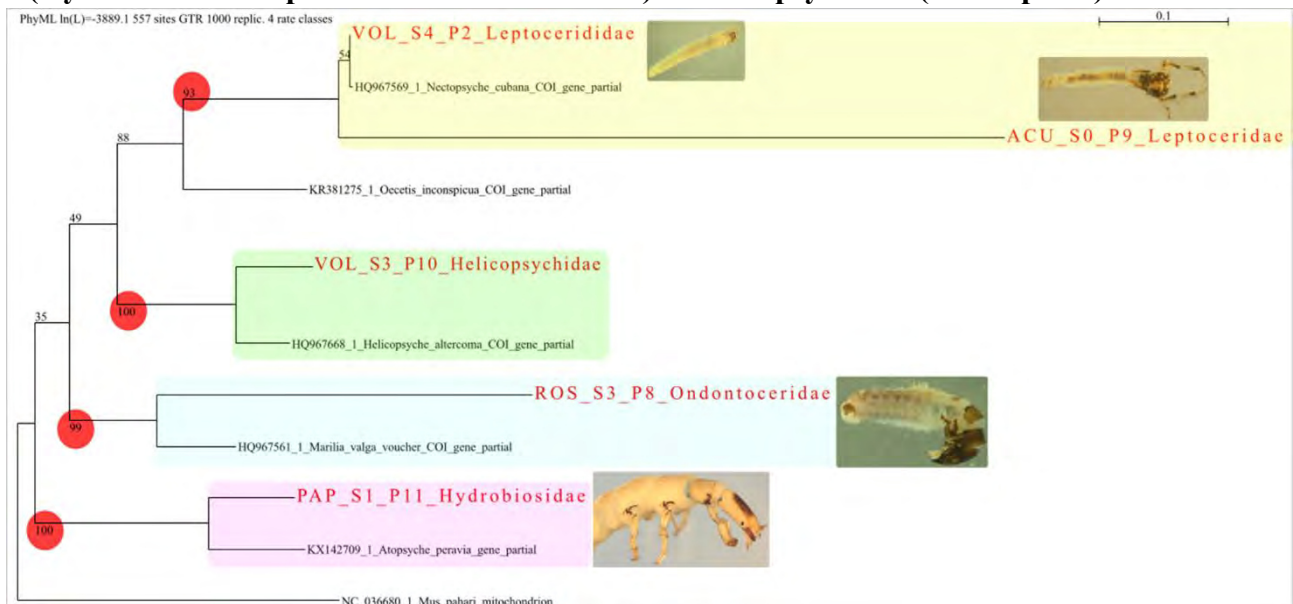
## Annexe 2.6

### Analyse phylogénétique d'une séquence d'ADN de la famille des Hydroptilidae (Trichoptera).



## Annexe 2.7.

### Analyse phylogénétique d'une séquence d'ADN de la SuperFamille des Leptoceroidea (Hydrobiosidae-Leptoceridae-Odontoceridae) + Helicopsychidae (Trichoptera)



## Analyse phylogénétique d'une séquence d'ADN des Familles d'Odonates (Coenagrionidae-Gomphidae+Libellulidae).



### Annexe 3.

#### Liste des documents inventoriés sur la biodiversité de l'île Hispaniola (Haïti, RBH et République dominicaine).

- Acosta-Mercado, D., Cancel-Morales, N., Chinea, J. D., Santos Flores, C. J., and De Jesús, I. S. 2012. Could the canopy structure of bryophytes serve as an indicator of microbial biodiversity? A test for testate amoebae and microcrustaceans from a subtropical cloud forest in Dominican Republic. *Microbial Ecology* 64: 200–213.
- Alexander, C.P. & Alexander, M.M. 1970. A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. 4 Family Tipulidae. Secretaria da Agricultura, São Paulo, 259 pp.
- Alexander, C.P. 1937. New or little known species of West Indian Tipulidae (Diptera) II. *Journal of the Department of Agriculture, University of Puerto Rico*, 21, 179–188.
- Alexander, C.P. 1948. Notes on the Tropical American species of Tipulidae (Diptera). V. The specialized Hexatomi: *Limnophila*, *Shannonomyia*, *Gynoplistia*, *Hexatoma*, *Atarba*, *Elephantomyia*, and allies. *Revista de Entomologia*, 19, 509–556.
- Arnett, Ross H. 2000. *American Insects: A Handbook of the Insects of America North of Mexico*. CRC Press.
- Arriaga-Varela, E., Seidel, M., Deler-Hernández, A., Senderov, V. & Fikáček, V. 2017. A review of the Cercyon Leach (Coleoptera, Hydrophilidae, Sphaeridiinae) of the Greater Antilles. *ZooKeys*, 681, 39–93. <https://doi.org/10.3897/zookeys.681.12522>
- Banks, N. 1924. Descriptions of new neuropteroid insects. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 65, 421–455.
- Barber, H.G. 1939. Insects of Porto Rico and the Virgin Islands—Hemiptera-Heteroptera (excepting the Miridae and Corixidae). *New York Academy of Sciences, Scientific Survey of Puerto Rico and the Virgin Islands*, 14, 263–441.
- Bastardo, R. H., & Sánchez-Rosario, A. 2017. Estado del conocimiento de los macroinvertebrados acuáticos de la isla La Española. *Actualidades Biológicas*, 39, 75–81.
- Belkin, J.N. & Heinemann, S. 1973. Collection records of the project "Mosquitoes of Middle America" 1. Introduction; Dominican Republic (RDO). *Mosquito Systematics*, 5, 210–220.
- Belkin, J.N. & Heinemann, S. 1972. A tentative annotated list of the Culicidae of the island of Hispaniola. *Mosquito Systematics*, 4, 63–72.
- Belkin, J.N. 1968. Mosquito studies (Diptera, Culicidae) IX. The type specimens of New World mosquitoes in European museums. *Contributions of the American Entomological Institute*, 3, 1–69.
- Bequaert, J. 1940. Tabanidae of the Antilles (Diptera). *Revista de Entomologia*, 11, 253–369.
- Bickel DJ 2002. New synonyms in the Nearctic and Neotropical Sciapodinae (Diptera: Dolichopodidae). *Studia dipterologica* 9: 545–560
- Blackwelder, R.E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. *United States National Museum, Bulletin*, 185 (Part 1), 1–188. <https://doi.org/10.5479/si.03629236.185.i>
- Borkent, A. 2008. The frog-biting midges of the world (Corethrellidae: Diptera). *Zootaxa*, 1804 (1), 1–456. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1804.1.1>
- Borkent, A. & Craig, D.A. 1999. A revision of the Neotropical genus *Baeodasymyia* Clastrier and Raccurt (Diptera: Ceratopogonidae) with a discussion of phylogenetic relationships. *American Museum Novitates*, 3274, 1–26.
- Botosaneanu, L., & Flint, O. S. 1991. Contribution to the study of the genus *Helicopsyche* (Trichoptera) from Cuba, Hispaniola, and Puerto Rico. *Bulletin Zoologisch Museum*, 12, 197–219.
- Carvalho, C.J.B. de, Couri, M.S., Pont, A.C., Pamplona, D. & Lopes, S.M. 2005. A catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical region. *Zootaxa*, 860, 1–282. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.860.1.1>

- Chace, F.A.Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smithsonian Contributions to Zoology, 98, 1–179. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.98>
- CIBIMA. 1994. Estudio Preliminar sobre la Biodiversidad Costera y Marina de la República Dominicana. Universidad Autónoma de Santo
- Cicero, J. 1981. Invertebrados exóticos introducidos en el país. Anuario de la Academia de Ciencias de la República Dominicana, 5, 105– 109
- Clastrier, J. & Raccurt, C. 1979. Quatre nouveaux Parabezzia de la Republique d'Haiti (Diptera, Ceratopogonidae). Nouvelle Revue d'Entomologie, 9, 165–175
- Collado, C., Fernando, C.H. & Sephton, D. 1984. The freshwater zooplankton of Central America and the Caribbean. Hydrobiologia, 113, 105–119.
- Coscarón, S. & Coscarón Arias, C.L. 2007. Aquatic Diversity in Latin America. Vol. 3. Neotropical Simuliidae (Diptera: Insecta). Pensoft, Sofia, 685 pp
- Costa, C. 1980. Novas espécies dos gêneros Ignelater e Opselater (Coleoptera, Elateridae, Pyrophorinae). Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, São Paulo, 33, 157–176
- Crosskey, R.W. & Howard, T.M. 1997. A New Taxonomic and Geographical Inventory of World Blackflies (Diptera: Simuliidae). Department of Entomology, The Natural History Museum, London, 144 pp.
- Curran, C.H. 1926. New Diptera from the West Indies. American Museum Novitates, 220, 1–14.
- Daday, E. 1910. Species aliquot novae Entomostracorum. Archivum Zoologicum, 1, 187–195
- Delecolle, J.-C., Raccurt, C.P. & Rebholtz, C. 1986. *Culicoides haitiensis* n. sp. et *C. borinqueni* Fox et Hoffman en Haïti. 1. Etude morphologique (Diptera, Ceratopogonidae). Nouvelle Revue d'Entomologie, New Series, 3, 107–115
- Deler-Hernández, A., Cala-Riquelme, F. & Fikáček, M. 2014. A review of the genus *Oosternum* Sharp of the West Indies (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiinae). Deutsche Entomologische Zeitschrift, 61, 43–63.
- Deler-Hernández, A., Fikáček, M. & Cala-Riquelme, F. 2013. A review of the genus *Berosus* Leach of Cuba (Coleoptera, Hydrophilidae). ZooKeys, 273, 73–106. <https://doi.org/10.3897/zookeys.273.4591>
- Deler-Hernández, A., Sýkora, V., Seidel, M., Cala-Riquelme, F. & Fikáček, M. 2018. Multiple origins of the *Phaenonotum* beetles in the Greater Antilles (Coleoptera: Hydrophilidae): phylogeny, biogeography and systematics. Zoological Journal of the Linnean Society, 183, 97–120.
- Drake, C.J. & Harris, H.M. 1934a. A new genus and species of water strider from the West Indies—Gerridae: Hemiptera. Proceedings of the Biological Society of Washington, 47, 175–176.
- Drake, C.J. & Harris, H.M. 1934b. III. The Gerrinae of the Western Hemisphere. Annals of the Carnegie Museum, 23, 179–230.
- Drake, C.J. & Harris, H.M. 1937. Notes on some American Halobatinae (Gerridae, Hemiptera). Revista de Entomologia, 7, 357–362
- Drake, C.J. & Hottes, F.C. 1952. Distributional and synonymical data and descriptions of two new Hydrometra (Hemiptera: Hydrometridae). Journal of the Kansas Entomological Society, 25, 106–110.
- Drake, C.J. & Hussey, R.F. 1955. Concerning the genus *Microvelia* Westwood with descriptions of two new species and a check-list of the American forms (Hemiptera: Veliidae). The Florida Entomologist, 38, 95–115. <https://doi.org/10.2307/3492200>
- Drake, C.J. & Maldonado Capriles, J. 1956. A remarkable new *Rhagovelia* from the Dominican Republic. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 55, 14–17.
- Drake, C.J. & Maldonado Capriles, J. 1956. Some pleids and water-striders from the Dominican Republic (Hemiptera). Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, 51, 53–56.
- Drake, C.J. & Van Doesburg, Jr., P.H. 1966. Water-striders of the American genus *Trochopus* (Hemiptera: Veliidae). Studies on the Fauna of Suriname and Other Guyanas, 8, 65–76.



- Drake, C.J. 1949. Some American Saldidae (Hemiptera). *Psyche*, 56, 187–193.  
<https://doi.org/10.1155/1949/91294>
- Dyar, H.G. & Knab, F. 1906. The larvae of Culicidae classified as independent organisms. *Journal of the New York Entomological Society*, 14, 169–230
- Dyar, H.G. & Knab, F. 1909. Descriptions of some new species and a new genus of American mosquitoes. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 52, 253–266.
- Fairchild, G.B. & Burger, J.F. 1994 A Catalog of the Tabanidae (Diptera) of the Americas South of the United States. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 55, 1–249.
- Fairchild, G.B. 1980. Tabanidae (Diptera) from the Dominican Republic. *The Florida Entomologist*, 63, 166–188. <https://doi.org/10.2307/3494671>
- Fairchild, G.B. 1952. Notes on Bruchomyia and Nemopalpus (Diptera, Psychodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 45, 259–280.
- Fernández García, I. & Lozada Piña, A. 2002. Descripción de una nueva especie de Ignelater (Coleoptera: Elateridae: Pyrophorinae) de la República Dominicana. *Avicennia*, 15, 73–76.
- Flint, O.S. Jr., Bastardo, R.H. & Perez-Gelabert, D.E. 2006. Distribution of the Odonata of the Dominican Republic. *Bulletin of American Odonatology*, 9, 67–84.
- Flint, O.S. Jr. & Sykora, J. 2004. Caddisflies of Hispaniola, with special reference to the Dominican Republic (Insecta: Trichoptera). *Annals of the Carnegie Museum*, 73, 1–60.
- Frey, D.G. 1982. Relocation of Chydorus barooisi and related species (Cladocera, Chydoridae) to a new genus and description of two new species. *Hydrobiologia*, 86, 231–269.  
<https://doi.org/10.1007/BF00006141>
- García-Avila, I. & Peña, C.J. 1993. Insectos acuáticos biorreguladores de las larvas de mosquitos presentes en los cuerpos de agua en Santo Domingo, República Dominicana. *Revista Cubana de Medicina Tropical*, 45, 213–214
- Gavryushin, D.I. 2018. Contribution to the knowledge of limoniid flies (Diptera: Limoniidae) from the Dominican Republic, with the description of a new species of Geranomyia Haliday, 1833 and 12 newly recorded species. *Russian Entomological Journal*, 27,
- Grichanov, I.Y. 2017. A new species of Chrysotus Meigen, 1824 (Diptera: Dolichopodidae) from the Dominican Republic. *Neotropical Entomology*, 46, 133–135.
- Gustafson, G.T. & Miller, K.B. 2015. The New World whirligig beetles of the genus Dineutus Macleay, 1825 (Coleoptera, Gyrinidae, Gyrininae, Dineutini). *ZooKeys*, 476, 1–135.  
<https://doi.org/10.103897/zookeys.476.8630>
- Hampson, G.F. 1897. On the classification of two sub-families of moths of the family Pyralidae: the Hydrocampinae and Scopariinae. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1897, 127–240.
- Hansen, M. 1999. *World Catalogue of Insects*. Vol. 2. Hydrophilidae (s. str.) (Coleoptera). Apollo Books, Stenstrup, 461 pp.
- Hobbs, H. Jr., Hobbs, H.H. III. & Daniel, M.A. 1977. A review of the troglobitic decapod crustaceans of the Americas. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 244, 1–183.  
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.244>
- Hungerford, H.B. 1927. A new *Ramphocorixa* from Haiti (Hemiptera—Corixidae). *American Museum Novitates*, 278, 1–2.
- Jäch, M.A., Kokada, J., Brojer, M., Shepard, W.D. & Ciampor, F. Jr. 2016. *World Catalogue of Insects*. Vol. 14. Coleoptera: Elmidae and Protelmidae. Brill NV, Leiden, xxi + 318 pp.  
<https://doi.org/10.1163/9789004291775>
- Jaume, D. & Christenson, K. 2001. Amphi-Atlantic distribution of the subterranean amphipod family Metacrangonyctidae (Crustacea, Gammaridea). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 70, 99–125.  
<https://doi.org/10.1163/18759866-07002004>
- Jaume, D. & Wagner, H.P. 1998. New cave-dwelling amphipods (Lysianassidae, Hadziidae) from the Dominican Republic. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 68, 37–66.

- Karanovic, I. & Datry, T. 2009. Overview of Candoninae (Crustacea, Ostracoda) of South America and the West Indies, with the description of two new species and one new genus. *Zootaxa*, 2267, 1–25. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2267.1.1>
- Karanovic, I. 2005. On the genus *Typhlocypris* Vejdovsky, 1882 (Crustacea: Ostracoda: Candoninae), with description of two new species. *Systematics and Biodiversity*, 3, 375–406. <https://doi.org/10.1017/S1477200005001738>
- Kassebeer, C.F. 2000. Zur Gattung *Pseudodorus* Becker, 1903 (Diptera, Syrphidae). *Dipteron*, 3, 73–92.
- Kirkaldy, G.W. & de la Torre Bueno, J.R. 1908. A catalogue of American aquatic and semiaquatic Hemiptera. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 9, 173–215.
- Kirkaldy, G.W. 1904. Über Notonectiden (Hemiptera). *Wiener Entomologische Zeitung*, 23, 111–135. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.27195>
- Knutson, L., Steyskal, G.C. & Abercrombie, J. 1976. Family Sciomyzidae. In: A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. *Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo*, pp. 64.1–64.24
- Kornicker, L.S. 1986. Sarsiellidae of the western Atlantic and northern Gulf of Mexico, and a revision of the Sarsiellinae (Ostracoda: Myodocopina). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 415, i–iv + 1–217. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.415>
- Kort-Gommers, M. de. & Nieser, N. 1969. Records of Antillean water-striders (Heteroptera). *Studies on the Fauna of Curacao and Other Caribbean Islands*, 30, 72–87.
- Löwenberg-Neto, P. & De Carvalho, C.J.B. 2013. Muscidae (Insecta: Diptera) of Latin America and the Caribbean: geographic distribution and check-list by country. *Zootaxa*, 3650, 1–147. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3650.1.1>
- Lowrie, R.C. Jr. & Raccurt, C.P. 1984. Assessment of *Culicoides barbosai* as a vector of *Mansonella ozzardi* in Haiti. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 33, 1275–1277
- Ludwick, D.C. & Sites, R.W. 2015. Descriptions of the female and nymphal instars of *Decarloa darlingtoni* La Rivers (Hemiptera: Heteroptera: Naucoridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 117, 14–21. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.117.1.14>
- Lutz, F. 1915. List of the Greater Antillean spiders with notes on their distribution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 26, 71–148. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1915.tb55174.x>
- Manuel, M., Deler-Hernández, A., Megna, Y.S. & Hajek, J. 2018. *Copelatus* Erichson from the Dominican Republic, with the description of a new species, comments on elytral striation and faunistic notes on Antillean species (Coleoptera: Dytiscidae: Copelatinae). *Zootaxa*, 4399, 371–385.
- Manzo, V. 2013. Los élmidos de la región Neotropical (Coleoptera: Byrrhoidea: Elmidae): diversidad y distribución. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 72, 199–212.
- Margalef, R. 1986. Limnología del lago Enriquillo (República Dominicana). *Oecologia Aquatica*, 8, 1–10.
- Mascagni, A. & Monte, C. 2010. Three new species and new records of Heteroceridae from the Neotropical Region (Coleoptera: Heteroceridae). *Koleopterologische Rundschau*, 80, 159–166.
- McLaughlin, P. A., Camp, D. K., Angel, M. V., Bousfield, E. L., Brunel, P., Brusca, R. C. C., ... & Eldredge, L. G. 2005. Common and scientific names of aquatic invertebrates from the United States and Canada: Crustaceans.
- Medina Gaud, S. 2007. The Muscidae (Insecta: Diptera) of Puerto Rico. *University of Puerto Rico, Mayaguez*, xv + 224 pp.
- Mengual, X. 2014. Revision of the genus *Rhinoprosopa* (Diptera: Syrphidae). *The Canadian Entomologist*, 147, 1–22. <https://doi.org/10.4039/tce.2014.25>
- Menke, A.S. 1963. A review of the genus *Lethocerus* in North and Central America including the West Indies (Hemiptera: Belostomatidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 56, 261–267. <https://doi.org/10.1093/aesa/56.3.261>

- Metz, M.A. & Thompson, F.C. 2001. A revision of the larger species of *Toxomerus* (Diptera: Syrphidae) with description of a new species. *Studia Dipterologica*, 8, 225–256.
- Meurget, F. 2013. Catalog of the West Indian Dragonflies (Insecta: Odonata). In *Annales de la Société Entomologique de France* (NS) 49, 298–334. Taylor & Francis.
- Naranjo L., C., Peters, J. G. & del Castillo, P. L. 2019. Ephemeroptera (Insecta) in Cuba. *Insecta Mundi*, 0736, 1–52.
- Naranjo L., C. & Peters, J. G. 2016. New records of Ephemeroptera (Insecta) for Jamaica and the Dominican Republic. *Biology of Inland Waters*, Supplement, 3, 83–91.
- Nieser, N. 1969. The Heteroptera of the Netherlands Antilles—VII Corixidae. *Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, 28, 135–164.
- Nieser, N. 1970. Hydrometridae of Suriname and the Amazon, with additional records of other neotropical species (Hemiptera— Heteroptera). *Studies on the Fauna of Suriname and Other Guyanas*, 12, 94–138.
- Nilsson, A.J. & Van Vondel, B.J. 2005. World Catalogue of Insects. Vol. 7. Amphizoidae, Aspidytidae, Haliplidae, Noteridae and Paelobiidae (Coleoptera, Adephaga). Apollo Books, Stenstrup, 171 pp.
- Nilsson, A.N. 2001. World Catalogue of Insects. Vol. 3. Dytiscidae (Coleoptera). Apollo Books, Stenstrup, 395 pp.
- Ochs, G. 1948. Checklist of Neotropical Gyrinoidea (Col.). *Revista de Entomologia*, 19, 565–567
- Ortiz, M. & Lalana, R. 2009. A new terrestrial amphipod (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) from the Dominican Republic. *Solenodon*, 8, 25–32.
- Padilla-Gil, D.N. & Figueredo Moreira, F.F. 2013. Checklist, taxonomy and distribution of the *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) of the Americas. *Zootaxa*, 3640, 409–424. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3640.3.5>
- Padilla-Gil, D.N. & Figueredo Moreira, F.F. 2013. Checklist, taxonomy and distribution of the *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) of the Americas. *Zootaxa*, 3640, 409–424."
- Peck, S.B. 2005. A Checklist of the Beetles of Cuba with Data on Distributions and Bionomics (Insecta: Coleoptera). *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas*, 18, 1–241.
- Peña, C.J. & Chadee, D.D. 2004. *Mansonia dyari*, *Mansonia flaveola* and *Aedeomyia squamipennis* in the Dominican Republic, three new country records. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 20, 449–450.
- Peña, C.J., Gonzalvez, G. & Chadee, D.D. 2003. Seasonal prevalence and container preferences of *Aedes albopictus* in Santo Domingo city, Dominican Republic. *Journal of Vector Ecology*, 28, 208–212.
- Perez-Gelabert, D. E. 2008. Arthropods of Hispaniola (Dominican Republic and Haiti): A checklist and bibliography. *Zootaxa*, 1831(1), 1–530.
- Perez-Gelabert, D. E. 2020. Checklist, bibliography and quantitative data of the arthropods of Hispaniola. *Zootaxa*, 4749, 1–668.
- Perez-Gelabert, D.E. & Grogan, W.L. Jr. 1999. *Forcipomyia* (*Microhelea*) *tettigonaris* (Diptera: Ceratopogonidae) parasitizing katydids (Orthoptera: Tettigoniidae) in the Dominican Republic. *Entomological News*, 110, 311–314.
- Perez-Gelabert, D.E. 2012. Corrigenda a los escarabajos (Coleoptera) en la lista de artrópodos de la Hispaniola. *Novitates Caribaea*, 5, 114– 119.
- Perez-Gelabert, D.E. 2008. Salto!! Para la diversidad biológica. *Atajo*, 7, 16–17.
- Perez-Gelabert, D.E. 2015. Entomofauna de la Reserva Científica Ebano Verde, Cordillera Central, República Dominicana. *Novitates Caribaea*, 8, 61–81. <https://doi.org/10.33800/nc.v0i8.44>
- Perkins, P.D. 1980. Aquatic beetles of the family Hydraenidae in the western hemisphere: classification, biogeography and inferred phylogeny (Insecta: Coleoptera). *Quaestiones Entomologicae*, 16, 3–554.



- Peters, W.L. 1971. A revision of the Leptophlebiidae of the West Indies (Ephemeroptera). Smithsonian Contributions to Zoology, 62, 1–48. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.62>
- Polhemus, J.T. & Polhemus, D.A. 1993. Two new genera for New World Veliinae (Heteroptera: Veliidae). Journal of the New York Entomological Society, 101, 391–398.
- Polhemus, J.T. (1980) Studies on Neotropical Veliidae (Hemiptera, Heteroptera): 5. New species of *Rhagovelia*. The Pan-Pacific Entomologist, 56, 311–315.
- Polizei, T.T.S. & Barclay, M.V.L. 2019. The genus *Cylloepus* Erichson, 1847 (Coleoptera: Elmidae: Elminae) new species and combinations. Zootaxa, 4652, 93–100. & Barclay
- Pollet, M.A.A., Brooks, S.E. & Cumming, J.M. 2004. Catalog of the Dolichopodidae (Diptera) of America North of Mexico. Bulletin of the American Museum of Natural History, 283, 1–114.
- Quate, L.W. & Alexander, J.B. 2000. Synopsis of the New World Nemapalpus (Diptera, Psychodidae, Bruchomyiinae) with description of four new species. Annals of the Entomological Society of America, 93, 185–193
- Raccurt, C.P. 1984. *Leptoconops (Holoconops) bequaerti* (Kieffer, 1925) en Haiti (Diptera, Ceratopogonidae). Repartition géographique notes écologiques et biologiques. Cahiers de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre Mer, Entomologie Médicale et Parasitologie, 22, 13–18
- Raccurt CP, Sodeman WA Jr, Rodrick GL, Boyd WP. Biomphalaria glabrata in Haiti 1985. Transactions of Royal Society of Journal of Tropical Medicine and Hygiene.79, 455–7.
- Rafael, J.A. & Ale-Rocha, R. 2002. New species of Porphyrochroa Melander from the Dominican Republic (Diptera, Empididae, Empidinae). Studies on Neotropical Fauna and Environment, 37, 241–248. <https://doi.org/10.1076/snfe.37.3241.8576>
- Rajapaksa, R. & Fernando, C.H. 1987. Redescription of Dunhevedia serrata Daday, 1898 (Cladocera, Chydoridae) and a description of Dunhevedia americana sp. nov. from America. Canadian Journal of Zoology, 65, 432–440. <https://doi.org/10.1139/z87-064>
- Reyes, M., Valerio, D., Rodríguez Castillo, V., Támara, J. & Espaillet, Y. 2014. Exploración de las especies de zooplankton en las instalaciones de la Estación Experimental Acuícola Santiago del IDIAF y su relación con los ecosistemas de aguas de la universidad ISA. Resúmenes X Congreso Internacional de Investigación Científica, Santo Domingo, República Dominicana, 2014, 166–167.
- Richard, J. 1895. Sur quelques entomostracés d'eau douce d'Haïti. Mémoires de la Société Zoologique de France, 8, 189–199.
- Rodríguez Sosa, M.A. 2019. Diversidad y abundancia de mosquitos (Diptera: Culicidae) en neumáticos usados en Jarabacoa, República Dominicana. XV Congreso Internacional de Investigación Científica, MESCYT, Libro de Resúmenes, addendum, Santo Domingo, 2019, 76. <https://doi.org/10.3989/graellsia.2019.v75.217>
- Rodríguez, C.M. & Mateo, C.M. 1983. Hábitos alimentarios de Harengula humeralis (Pisces: Clupeidae) en la isla Saona, República Dominicana. Memorias del V Simposio de la Fauna de Puerto Rico y el Caribe, Humacao, Puerto Rico, 30 Septiembre 1983, 18–33.
- Rodríguez, G. & Williams, A.B. 1995. *Epilobocera wetherbeeii*, a new species of freshwater crab (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Hispaniola. Proceedings of the Biological Society of Washington, 108, 76–83.
- Rodríguez-Sosa, M.A., Vasquez-Bautista, Y.E., Fimia-Duarte, R., Guerrero, K.A. & Alarcón-Elbal, P.M. (2018) Primer registro de *Uranotaenia cooki* (Diptera: Culicidae) para República Dominicana. Revista Colombiana de Entomología, 44, 141–144. <https://doi.org/10.25100/socolen.v44i1.6554>
- Sailer, R.I. 1948. The genus Trichocorixa (Corixidae, Hemiptera). The University of Kansas Bulletin, 32, 289–407.
- Sartori, M. 2021. A new species of *Neohagenulus* Traver, 1938 from Hispaniola (Ephemeroptera, Leptophlebiidae, Hagenulinae, Hagenulini). ZooKeys, 1070, 41.
- Scarbrough, A.G. & Perez-Gelabert, D.E. 2009. Review of the West Indian species of *Efferia Coquillett* (Diptera: Asilidae) with 13 new species and checklist: Part II. Hispaniola, Puerto Rico,

- and Lesser Antilles including Tobago and Trinidad. *Zootaxa*, 1994 (1), 1–66.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1994.1.1>
- Shimabukuro, P.H.F., de Andrade, A.J. & Galati, E.A.B. 2017. Checklist of American sand flies (Diptera, Psychodidae, Phlebotominae): genera, species, and their distribution. *ZooKeys*, 660, 67–106. <https://doi.org/10.3897/zookeys.660.10508>
- Short, A.E.Z. 2004a. Review of the *Enochrus* Thomson of the West Indies (Coleoptera: Hydrophilidae). *Koleopterologische Rundschau*, 74, 351–361.
- Short, A.E.Z. 2004b. Review of the Central American species of *Hydrobiomorpha* Blackburn (Coleoptera: Hydrophilidae). *Koleopterologische Rundschau*, 74, 363–366.
- Silva, F.L., Wiedenbrug, S. & Farrell, B.D. 2015. A preliminary survey of the non-biting midges (Diptera: Chironomidae) of the Dominican Republic. *Chironomus*, 28, 12–19.  
<https://doi.org/10.5324/cjcr.v0i28.1925>
- Simpson, C. T. 1895. Distribution of the land and fresh-water mollusks of the West Indian region, and their evidence with regard to past changes of land and sea. Proceedings of the United States National Museum.
- Smith, K.G.V. (1967). Family Empididae (Empidae, Hybotidae). In: A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, São Paulo, pp. 39.1–39.67.
- Smith, R.C. & Audant, A. 1930. The more important injurious insects of Haiti. *Journal of Economic Entomology*, 23, 972–979. <https://doi.org/10.1093/jee/23.6.972>
- Spangler, P.J. & Santiago-Fragoso, S. 1992. The aquatic beetle subfamily Larinae (Coleoptera: Elmidae) in Mexico, Central America, and the West Indies. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 528, 1–74.
- Spangler, P.J. 1990. A new species of halophilous water-strider, *Mesovelina polhemusi*, from Belize and a key and checklist of New World species of the genus (Heteroptera: Mesoveliidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103, 86–94.
- Spangler, P.J. 1981. Two new genera of phreatic elmids from Haiti; one eyeless and one with reduced eyes (Coleoptera: Elmidae).
- Spangler, P.J., Froeschner, R.C. & Polhemus, J.T. 1985. Comments on a water strider, *Rheumatobates meinerti* from the Antilles and a check list of the species of the genus (Hemiptera: Gerridae). *Entomological News*, 96, 196–200.
- Spangler, P.J., Staines, C.L., Spangler, P.M. & Staines, S.L. 2001. A checklist of the Limnichidae and the Lutrochidae (Coleoptera) of the world. *Insecta Mundi*, 15, 151–165.
- Spinelli, G.R., Marino, P.I. & Huerta, H. 2015. Revision of the Neotropical species of the subgenus *Atrichopogon* (*Psilokempia*) (Diptera: Ceratopogonidae). *Zootaxa*, 4003 (1), 1–64.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4003.1.1>
- Spinelli, G.R., Greiner, E.C. & Wirth, W.W. (1993) The Neotropical bloodsucking midges of the *Culicoides guttatus* group of the subgenus *Hoffmania* (Diptera: Ceratopogonidae). *Contributions of the American Entomological Institute*, 27, 1–91.
- Spinelli, G.R. & Grogan, W.L. Jr. 1998. A revision of the Neotropical predaceous midges of *Brachypogon* (*Brachypogon*) Kieffer (Diptera: Ceratopogonidae). *Insecta Mundi*, 12, 59–79.
- Spinelli, G.R. & Wirth, W.W. 1986. Las especies Neotropicales del género *Bezzia* (Diptera: Ceratopogonidae) 2. Los grupos nobilis y punctipennis. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 45, 109–129.
- Spinelli, G. R., & Wirth, W. W. 1984. neotropical predaceous midges of the genus *Alluaudomyia* (Diptera: Ceratopogonidae). *Proceedings-Entomological Society of Washington*.
- Stock, J. H. 1977. The taxonomy and zoogeography of the hadziid Amphipoda, with emphasis on the West Indian taxa. *Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, 55, 1–130.
- Stock, J.H. 1983. Predation as a factor influencing the occurrence and distribution of small Crustacea in the West Indian groundwaters. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 53, 233–243.  
<https://doi.org/10.1163/26660644-0530200>

- Stock, J.H. 1985a. Bogidiellidae (Amphipoda) from Haiti and some general rules on the occurrence of Crustacea Malacostraca in inland groundwaters of the West Indies. *Stygologia*, 1, 208–223. Errata: 1985. *Stygologia*, 1, 322.
- Stock, J.H. 1985b. Amsterdam expeditions to the West Indian islands, report 47. Stygobiont amphipod crustaceans of the hadzioid group from Haiti. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 55, 331–426. <https://doi.org/10.1163/26660644-05502011>
- Thompson, F.C. 1981. The flower flies of the West Indies (Diptera: Syrphidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 9, 1–200.
- Toledo, M. & Michat, M.C. 2015. Description of *Laccomimus* gen. n. and eleven new species from the Neotropical region (Coleoptera, Dytiscidae, Laccophilinae). *Zootaxa*, 3990 (3), 301–354.
- Torres-Cambas, Y., Lorenzo-Carballea, M.O., Ferreira, S. & Cordero-Rivera, A. 2015. *Hypolestes hatuey* sp. nov.: a new species of the enigmatic genus *Hypolestes* (Odonata, Hypolestidae) from Hispaniola. *Zootaxa*, 4000 (2), 207–226. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4000.2.2>
- Trémouilles, E.R., Michat, M.C. & Torres, P.L.M. 2005. A synopsis of the South American *Hydrovatus* (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae), with notes on habitat and distribution, and a key to species. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 64, 61–69.
- Triantaphyllidis, G.V., Abatzopoulos, T.J. & Sorgeloos, P. 1998. Review of the biogeography of the genus *Artemia* (Crustacea, Anostraca). *Journal of Biogeography*, 25, 213–226.
- Uhler, P.R. 1894. On the Hemiptera-Heteroptera of the island of Grenada, West Indies. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1894, 167–224.
- Van Duzee, E.P. 1907. Notes on Jamaican Hemiptera. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, 8, 1–79.
- Vikhrev, N.E. 2016. Lispe (Diptera: Muscidae) of Dominican Republic. *Russian Entomological Journal*, 25, 181–183. <https://doi.org/10.15298/rusentj.25.2.06>
- Wagner, H.P. 1993. A monographic review of the Thermosbaenacea (Crustacea: Peracarida). A study on their morphology, taxonomy, phylogeny and biogeography. *Zoologische Verhandlungen*, 291, 1–338.
- Wagner, R. & Stuckenberg, B. 2016. Cladistic analysis of subfamily Bruchomyiinae (Diptera: Psychodidae). *Zootaxa*, 4092 (2), 151–174. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4092.2.1>
- "Wagner, R. 2000. Psychodidae from the Dominican Republic: Records and descriptions of new species (Insecta: Diptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 72, 233–245.
- Wagner, R. 2017. Synopsis of extinct Bruchomyiinae (Diptera, Psychodidae) from Burmese, Baltic and Dominican amber, with descriptions of new genera and species. *Zootaxa*, 4320 (1), 100–120. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4320.1.6>
- Walker, F. 1856. List of the Specimens of Lepidopterous Insects in the Collection of the British Museum. Part VIII—Sphingidae. British Museum, London, 271 pp.
- Wiedenbrug, S. & Silva, F.L. 2016. *Diplosmittia caribensis*, a new Orthoclaadiinae (Diptera: Chironomidae) from the Dominican Republic. *Zootaxa*, 4103 (1), 71–74.
- Wirth, W.W. & Blanton, F.S. (1974) The West Indian sandflies of the genus *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae). United States Department of Agriculture Technical Bulletin, 1474, 1–98.
- Wirth, W.W. & Ratanaworabhan, N.C. (1972) A revision of the tribe Stenoxenini (Diptera: Ceratopogonidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 65, 1368–1388.
- Wolcott, G.N. (1927b) *Entomologie d'Haïti*. Service Technique du Departement de l'Agriculture, Port-au-Prince, 440 pp.
- Woodley, N.E. 2014. Two new species of Brachyodina Lindner from the Caribbean with a key to species of the genus from the region (Diptera: Stratiomyidae: Pachygastrinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 116, 429–440.
- Woodley, N.E. 2001. A world catalog of Stratiomyidae (Insecta: Diptera). *Myia*, 11, 1–473
- Young, D.G. & Duncan, M.A. 1994. Guide to the Identification and Geographic Distribution of Lutzomyia Sand Flies in Mexico, the West Indies, Central and South America (Diptera:

- Psychodidae). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 54, 1–881. <https://doi.org/10.21236/ADA285737>
- Young, F.N. 1990. A review of classification of the water beetles of the New World genus *Bidessonotus* Régimbart (Coleoptera: Dytiscidae:Hydroporinae: Bidessini). *Quaestiones Entomologicae*, 26, 355–381.
- Young, F.N. 1989. A new species of *Desmopachria* (s. str.) from the Antillean-Caribbean region (Coleoptera: Dytiscidae). *Psyche*, 96, 307–309. <https://doi.org/10.1155/1989/17185>
- Young, F.N. 1954. *The Water Beetles of Florida*. University of Florida Studies, Biological Sciences Series. Vol. 5. No. 1. University of Florida Press, Gainesville, ix + 238 pp.

## Annexe 3bis.

**Tableau récapitulatif des groupes taxonomiques (Classes, Ordres, Familles) recensés à partir de la littérature et des familles échantillonnées dans la RBH (X : la famille est absente).**

| Classe     | Ordre             | Hispaniola                | République Dom. | Haïti                     | RBH<br>(recensé) | RBH<br>(échantillonné) |
|------------|-------------------|---------------------------|-----------------|---------------------------|------------------|------------------------|
| Bivalvia   | Unionida          | Unionidae                 | X               | X                         | X                | X                      |
|            | Veneroida         | Dreissenidae              | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Sphaeriidae<br>(Pisiidae) |                 | Sphaeriidae<br>(Pisiidae) | X                | Sphaeriidae            |
| Gastropoda | Basommatophora    | Lymnaeidae                | X               | X                         | X                | Lymnaeidae             |
|            |                   | Hydrobiidae               | Hydrobiidae     | X                         | X                | Hydrobiidae            |
|            |                   | Physidae                  | X               | Physidae                  | X                | Physidae               |
|            |                   | Planorbidae               | X               | Planorbidae               | X                | Planorbidae            |
|            | Neriptosina       | Neritidae                 | X               | Neritidae                 | X                | Neritidae              |
|            | Architeanioglossa | Ampullariidae             | X               | X                         | X                | X                      |
|            | Naeteanioglossa   | Thiaridae                 | X               | Thiaridae                 | X                | Thiaridae              |
|            |                   | Hydrobiidae               | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Pleuroceridae             | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   |                           |                 |                           |                  |                        |
| Insecta    | Coleoptera        | Dryopidae                 | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Dytiscidae                | Dytiscidae      | Dytiscidae                | X                | Dytiscidae             |
|            |                   | Elmidae                   | Elmidae         | Elmidae                   | Elmidae          | Elmidae                |
|            |                   | Gyrinidae                 | X               | X                         | X                | Gyrinidae              |
|            |                   | Haliplidae                | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Heteroceridae             | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Hydraenidae               | X               | Hydraenidae               | Hydraenidae      | X                      |
|            |                   | Hydrochidae               | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Hydrophilidae             | Hydrophilidae   | Hydrophilidae             | X                | Hydrophilidae          |
|            |                   | Limnichidae               | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Lutrochidae               | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Noteridae                 | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Psephenidae               | X               | Psephenidae               | Psephenidae      | Psephenidae            |
|            |                   |                           |                 |                           |                  |                        |
|            |                   |                           |                 |                           |                  |                        |
|            | Diptera           | Ceratopogonidae           | Ceratopogonidae | Ceratopogonidae           | X                | Ceratopogonidae        |
|            |                   | Chironomidae              | Chironomidae    | X                         | X                | Chironomidae           |
|            |                   | Corethrellidae            | Corethrellidae  | X                         | X                | X                      |
|            |                   | Culicidae                 | Culicidae       | X                         | X                | Culicidae              |
|            |                   | Dixidae                   | X               | X                         | X                | Dixidae                |
|            |                   | Dolichopodidae            | Dolichopodidae  | X                         | X                | Dolichopodidae         |
|            |                   | Empididae                 | Empididae       | X                         | X                | Empididae              |
|            |                   | Ephydriidae               | Ephydriidae     | X                         | X                | X                      |
|            |                   | X                         | X               | X                         | X                | Limoniidae             |
|            |                   | Muscidae                  | Muscidae        | Muscidae                  | X                | X                      |
|            |                   | Psychodidae               | Psychodidae     | Psychodidae               | X                | Psychodidae            |
|            |                   | Sciomyzidae               | X               | X                         | X                | X                      |
|            |                   |                           |                 |                           |                  |                        |
|            |                   |                           |                 |                           |                  |                        |
|            |                   |                           |                 |                           |                  |                        |
|            |                   |                           |                 |                           |                  |                        |

|              |               |                   |                   |                 |                 |                   |
|--------------|---------------|-------------------|-------------------|-----------------|-----------------|-------------------|
|              |               | Simuliidae        | X                 | X               | X               | Simuliidae        |
|              |               | Stratiomyidae     | Stratiomyidae     | X               | X               | Stratiomyidae     |
|              |               | Syrphidae         | Syrphidae         | Syrphidae       | Syrphidae       | X                 |
|              |               | Tabanidae         | Tabanidae         | Tabanidae       | X               | X                 |
|              |               | Tipulidae         | Tipulidae         | Tipulidae       | X               | Tipulidae         |
|              | Ephemeroptera | Baetidae          | Baetidae          | X               | X               | Baetidae          |
|              |               | Caenidae          | Caenidae          | X               | X               | Caenidae          |
|              |               | Eutyphlociidae    | Eutyphlociidae    | X               | X               | X                 |
|              |               | Leptohyphidae     | Leptohyphidae     | X               | X               | Leptohyphidae     |
|              |               | Leptophlebiidae   | Leptophlebiidae   | Leptophlebiidae | Leptophlebiidae | Leptophlebiidae   |
|              | Hemiptera     | Belostomatidae    | X                 | X               | X               | X                 |
|              |               | Corixidae         | X                 | Corixidae       | X               | Corixidae         |
|              |               | Gerridae          | Gerridae          | X               | X               | X                 |
|              |               | Hydrometridae     | X                 | X               | X               | X                 |
|              |               | Mesoveliidae      | X                 | X               | X               | X                 |
|              |               | Naucoridae        | Naucoridae        | Naucoridae      | Naucoridae      | X                 |
|              |               | Notonectidae      | Notonectidae      | X               | X               | X                 |
|              |               | Pleidae           | Pleidae           | X               | X               | X                 |
|              |               | Veliidae          | Veliidae          | Veliidae        | Veliidae        | X                 |
|              | Lepidoptera   | Crambidae         | Crambidae         | X               | X               | Crambidae         |
|              | Odonata       | Aeshnidae         | Aeshnidae         | X               | X               | X                 |
|              |               | Coenagrionidae    | Coenagrionidae    | X               | X               | Coenagrionidae    |
|              |               |                   | X                 | X               | X               | Corduliidae       |
|              |               | Gomphidae         | Gomphidae         | X               | X               | Gomphidae         |
|              |               | Hypolestidae      | Hypolestidae      | X               | X               | X                 |
|              |               | Lestidae          | Lestidae          | X               | X               | X                 |
|              |               | Libellulidae      | Libellulidae      | Libellulidae    | X               | Libellulidae      |
|              |               | Synlestidae       | X                 | Synlestidae     | X               | X                 |
|              | Trichoptera   | Calamoceratidae   | Calamoceratidae   | X               | X               | X                 |
|              |               | Ecnomidae         | Ecnomidae         | X               | X               | Ecnomidae         |
|              |               | Glossomatidae     | Glossomatidae     | X               | X               | Glossomatidae     |
|              |               | Helicopsychidae   | Helicopsychidae   | Helicopsychidae | X               | Helicopsychidae   |
|              |               | Hydrobiosidae     | Hydrobiosidae     | Hydrobiosidae   | Hydrobiosidae   | Hydrobiosidae     |
|              |               | Hydropsychidae    | Hydropsychidae    | Hydropsychidae  | Hydropsychidae  | Hydropsychidae    |
|              |               | Hydroptilidae     | Hydroptilidae     | Hydroptilidae   | Hydroptilidae   | Hydroptilidae     |
|              |               | Leptoceridae      | Leptoceridae      | X               | X               | Leptoceridae      |
|              |               | Odontoceridae     | Odontoceridae     | Odontoceridae   | X               | Odontoceridae     |
|              |               | Philopotamidae    | Philopotamidae    | Philopotamidae  | Philopotamidae  | Philopotamidae    |
|              |               | Polycentropodidae | Polycentropodidae | X               | X               | Polycentropodidae |
|              |               | Xiphocentronidae  | Xiphocentronidae  | X               | X               | Xiphocentronidae  |
| Malacostraca | Amphipoda     | Bogidiellidae     | X                 | Bogidiellidae   | Bogidiellidae   | X                 |
|              |               | Hadziidae         | Hadziidae         | Hadziidae       | X               | X                 |

|          |                                 |                                 |              |           |                    |
|----------|---------------------------------|---------------------------------|--------------|-----------|--------------------|
|          | Hyalellidae                     | Hyalellidae                     | X            | X         | X                  |
|          | Metacrangonyctidae (Gammaridae) | Metacrangonyctidae (Gammaridae) | X            | X         | Gammaridae?        |
|          | Lysianassidae                   | Lysianassidae                   | X            | X         | X                  |
|          | Melitidae                       | X                               | Melitidae    | Melitidae | X                  |
|          | Metacrangonyctidae              | Metacrangonyctidae              | X            | X         | X                  |
|          | Talitridae                      | Talitridae                      | X            | X         | X                  |
| Decapoda | Cambaridae                      | X                               | X            | X         | X                  |
|          | Atyidae                         | Atyidae                         | X            | X         | Atyidae            |
|          | Palaemonidae                    | Palaemonidae                    | Palaemonidae | X         | Palaemonidae       |
|          | Pseudothelphusidae              | Pseudothelphusidae              | X            | X         | Pseudothelphusidae |

---



Annexe 3ter.1.

Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Coleoptera



Dytiscidae



Elmidae (adulte)



Elmidae (larves)



Gyrinidae



Hydrophilidae

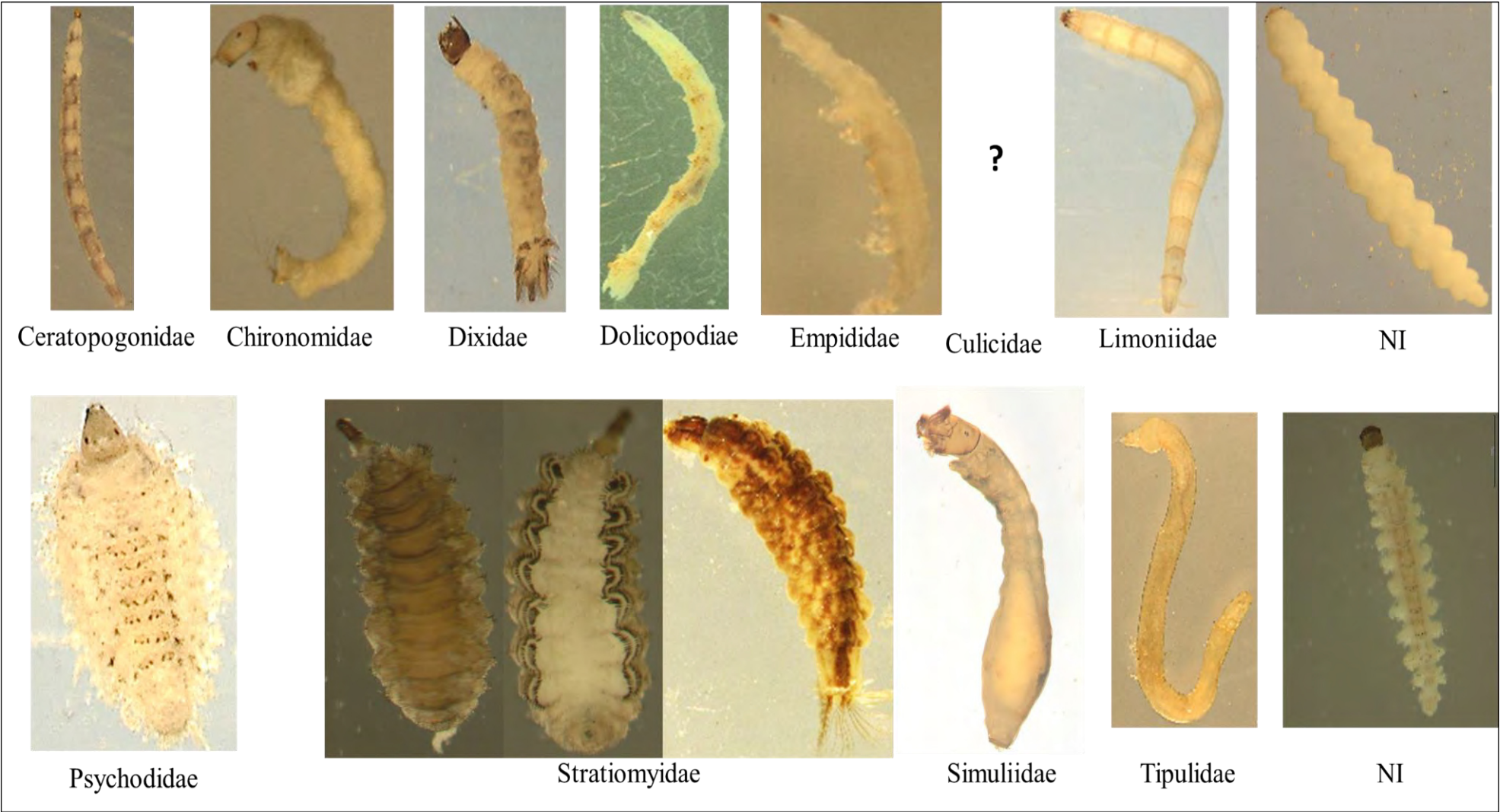


Psephenidae



Annexe 3ter.2-

Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Diptera



**Annexe 3ter.3-**

**Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Ephemeroptera**



**Baenidae**



**Caenidae**



**Leptohyphidae**



**Leptophlebiidae**

**Annexe 3ter.4-**

**Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Heteroptera**



176  
Corixidae



**Annexe 3ter.5-**

**Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Lepidoptera**



Crambidae

Annexe 3ter.6-

Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH.Odonata



Coenagrionidae

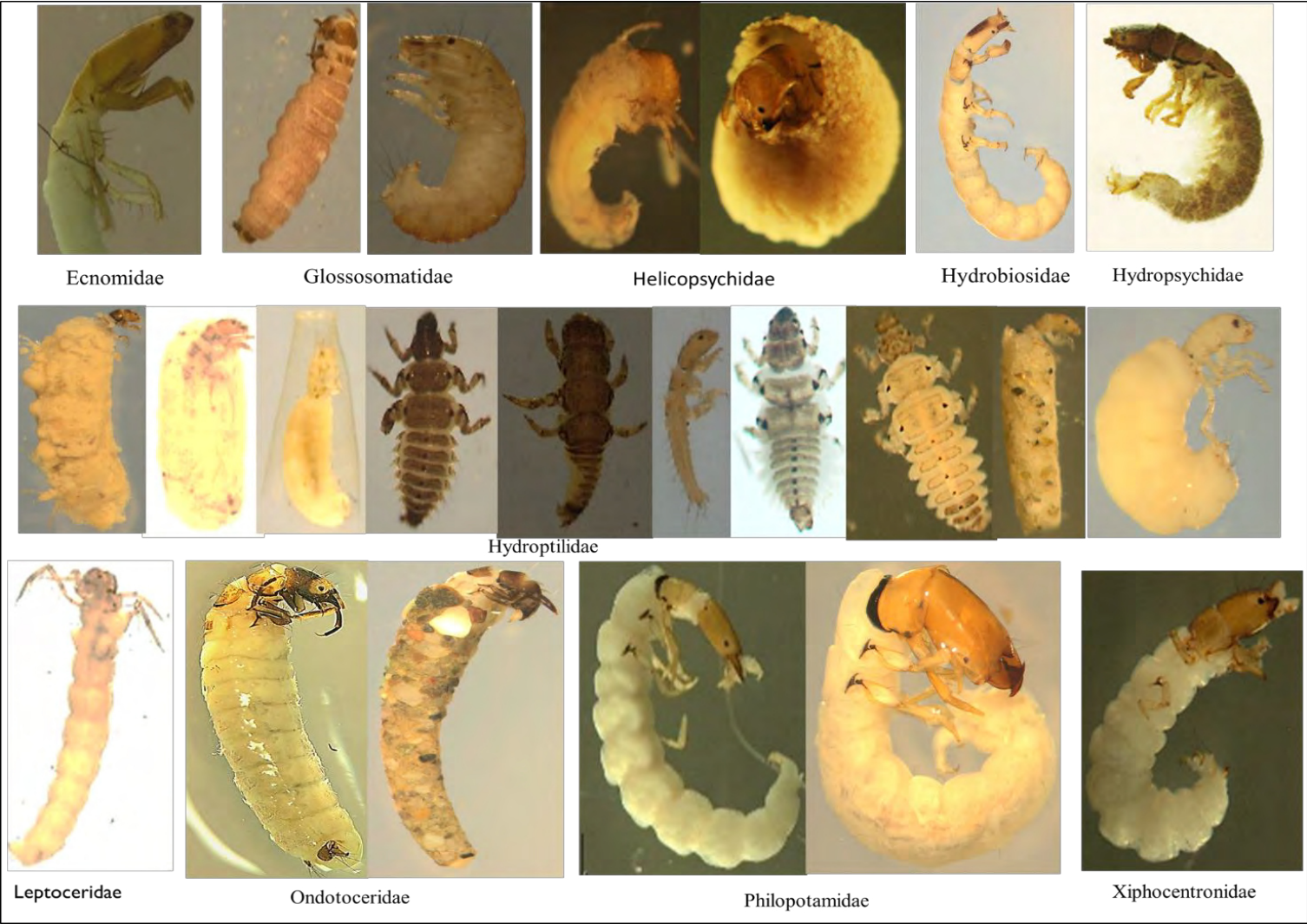


Gomphidae



Libellulidae

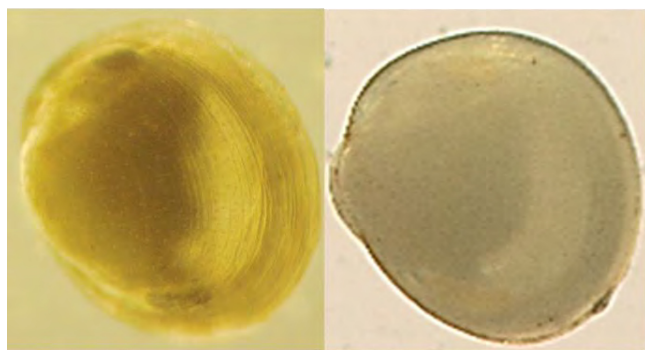
Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Trichoptera





**Annexe 3ter.8-**

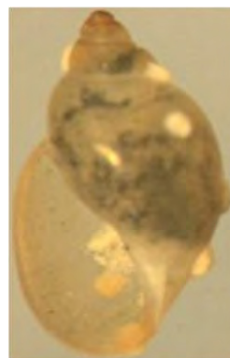
**Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Gastropoda et Bivalvia**



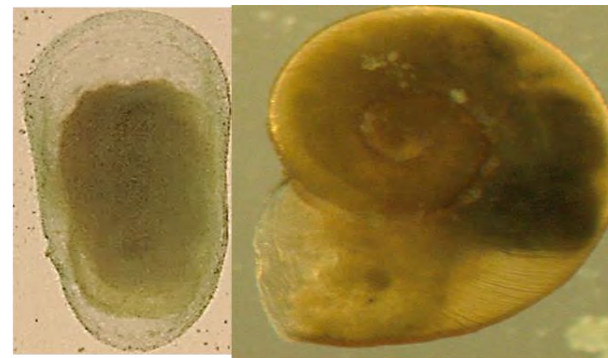
Sphaeriidae



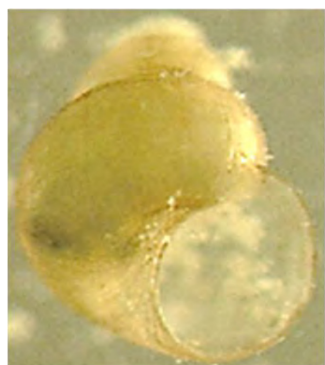
Lymnaeidae



Physidae



Planorbidae



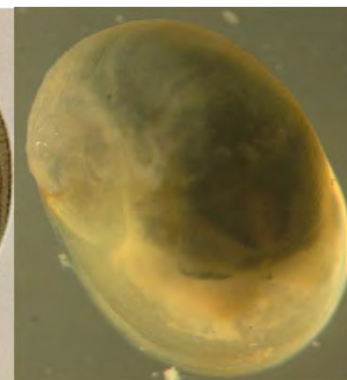
Hydrobiidae



Thiariidae



Neritidae



**Annexe 3ter.9-**

**Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Malacostraca**



**Gammaridae???????**



**Atyidae**



**Palaemonidae**



**Pseudothelphusidae**



#### Annexe 3ter.10-

#### Guides photographiques des familles de macroinvertébrés échantillonnés dans la RBH. Clitellata et Trepaxonemata



#### Annexe 4.

Tableau de données des traits en codage flou (Tomanova et Usseglio, 2007; Ramirez et al., 2014; Recherche personnelle, Dolédec)

| Family          | Food |      |      |      |      | Feeding habits |    |    |    |    |    |    |    | Respiration |       |        | Body size |         |          |        | Body Flexibility |          |         | Body form   |           |              |           | Relation to susbtrate |         |          |          |   |
|-----------------|------|------|------|------|------|----------------|----|----|----|----|----|----|----|-------------|-------|--------|-----------|---------|----------|--------|------------------|----------|---------|-------------|-----------|--------------|-----------|-----------------------|---------|----------|----------|---|
|                 | Sedi | FPOM | CPOM | MiPh | MaPh | Da             | In | CG | Sh | SC | CF | PI | PR | Tegument    | Gills | Aerial | less_5    | bet5_10 | bet10_20 | more40 | less_10          | bet10_40 | more_45 | Streamlined | Flattened | Cynlindrical | Spherical | Swimmer               | Crawler | Burrower | Attached |   |
| Glossiphoniidae | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0              | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 3           | 0     | 0      | 0         | 0       | 0        | 0      | 0                | 0        | 3       | 0           | 1         | 3            | 3         | 1                     | 2       | 0        | 0        |   |
| Lymnaeidae      | 0    | 2    | 0    | 2    | 0    | 0              | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 0       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 0            | 1         | 0                     | 0       | 3        | 0        |   |
| Physidae        | 0    | 2    | 0    | 2    | 0    | 0              | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 0       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 0            | 1         | 0                     | 0       | 3        | 0        |   |
| Planorbidae     | 0    | 2    | 0    | 2    | 0    | 0              | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 0       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 0            | 1         | 0                     | 0       | 3        | 0        |   |
| Cochliopidae    | 0    | 2    | 0    | 2    | 0    | 0              | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 0       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 0            | 1         | 0                     | 0       | 3        | 0        |   |
| Hydrobiidae     | 0    | 2    | 0    | 2    | 0    | 0              | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 0       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 0            | 1         | 0                     | 0       | 3        | 0        |   |
| Thiaridae       | 0    | 2    | 0    | 2    | 0    | 0              | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 0       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 0            | 1         | 0                     | 0       | 3        | 0        |   |
| Neritidae       | 0    | 2    | 0    | 2    | 0    | 0              | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 0       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 0            | 1         | 0                     | 0       | 3        | 0        |   |
| Dytiscidae      | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0              | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 1           | 0     | 3      | 3         | 2       | 1        | 1      | 2                | 1        | 2       | 1           | 1         | 3            | 1         | 3                     | 3       | 0        | 0        |   |
| Elmidae         | 0    | 2    | 1    | 1    | 0    | 0              | 0  | 3  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1           | 2     | 2      | 5         | 1       | 0        | 0      | 2                | 1        | 2       | 1           | 1         | 3            | 1         | 0                     | 3       | 1        | 0        |   |
| Gyrinidae       | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 1              | 3  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 3  | 1           | 3     | 3      | 0         | 2       | 2        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 0            | 3         | 3                     | 2       | 0        | 0        |   |
| Hydrophilidae   | 0    | 1    | 1    | 1    | 0    | 0              | 2  | 2  | 3  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1           | 1     | 6      | 4         | 2       | 2        | 2      | 3                | 0        | 3       | 1           | 0         | 3            | 1         | 1                     | 3       | 1        | 0        |   |
| Psephenidae     | 0    | 3    | 0    | 2    | 0    | 0              | 0  | 2  | 0  | 3  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 1         | 3       | 0        | 0      | 0                | 3        | 0       | 0           | 3         | 0            | 0         | 0                     | 3       | 0        | 0        |   |
| Staph_larv      | 0    | 3    | 0    | 1    | 0    | 0              | 1  | 2  | 2  | 2  | 1  | 0  | 1  | 1           | 0     | 0      | 3         | 0       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 3            | 0         | 0                     | 3       | 1        | 0        |   |
| Ceratopogonidae | 0    | 1    | 0    | 1    | 0    | 0              | 3  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 2  | 1           | 3     | 0      | 0         | 1       | 3        | 0      | 0                | 0        | 0       | 3           | 0         | 0            | 3         | 0                     | 0       | 2        | 3        | 0 |
| Chironomidae    | 1    | 3    | 1    | 1    | 0    | 0              | 1  | 3  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 3           | 2     | 0      | 0         | 3       | 0        | 0      | 0                | 0        | 0       | 3           | 0         | 0            | 3         | 0                     | 1       | 2        | 3        | 1 |
| Culicidae       | 0    | 0    | 0    | 2    | 0    | 0              | 2  | 2  | 0  | 1  | 0  | 0  | 3  | 0           | 0     | 3      | 0         | 3       | 0        | 0      | 0                | 0        | 0       | 3           | 1         | 0            | 0         | 1                     | 3       | 0        | 0        | 0 |
| Dixidae         | 0    | 0    | 0    | 3    | 0    | 0              | 2  | 0  | 1  | 0  | 3  | 0  | 1  | 0           | 0     | 3      | 0         | 3       | 0        | 0      | 0                | 0        | 0       | 3           | 2         | 0            | 2         | 0                     | 3       | 1        | 0        | 1 |
| Dolichopodidae  | 0    | 0    | 0    | 0    | 0    | 0              | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 3  | 0           | 0     | 3      | 0         | 3       | 0        | 0      | 0                | 0        | 0       | 3           | 2         | 0            | 2         | 0                     | 0       | 3        | 0        | 0 |
| Empididae       | 0    | 1    | 0    | 1    | 0    | 0              | 3  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 2           | 0     | 1      | 2         | 2       | 0        | 0      | 0                | 1        | 3       | 0           | 0         | 3            | 0         | 0                     | 3       | 4        | 0        | 0 |
| Limoniidae      | 0    | 0    | 2    | 0    | 1    | 0              | 1  | 0  | 3  | 1  | 0  | 0  | 2  | 1           | 3     | 0      | 0         | 3       | 3        | 0      | 0                | 0        | 0       | 3           | 2         | 0            | 2         | 0                     | 0       | 2        | 3        | 0 |
| Psychodidae     | 1    | 3    | 2    | 1    | 1    | 1              | 0  | 3  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0           | 0     | 3      | 4         | 2       | 0        | 0      | 0                | 2        | 2       | 0           | 2         | 2            | 0         | 1                     | 2       | 0        | 0        |   |
| Simuliidae      | 0    | 3    | 1    | 1    | 0    | 0              | 0  | 0  | 0  | 1  | 3  | 0  | 0  | 3           | 1     | 1      | 0         | 3       | 0        | 0      | 0                | 0        | 0       | 3           | 0         | 0            | 3         | 0                     | 0       | 0        | 0        | 3 |
| Stratiomyidae   | 0    | 1    | 3    | 3    | 0    | 0              | 2  | 2  | 3  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0           | 0     | 3      | 0         | 0       | 0        | 3      | 0                | 0        | 3       | 0           | 0         | 3            | 0         | 3                     | 3       | 3        | 0        | 0 |
| Tipulidae       | 1    | 3    | 1    | 1    | 1    | 0              | 2  | 2  | 1  | 1  | 0  | 1  | 2  | 2           | 2     | 3      | 0         | 2       | 1        | 1      | 0                | 0        | 0       | 3           | 0         | 0            | 3         | 0                     | 0       | 1        | 3        | 0 |
| Baetidae        | 1    | 3    | 1    | 2    | 0    | 0              | 0  | 3  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 1         | 3       | 0        | 0      | 0                | 1        | 3       | 1           | 0         | 3            | 0         | 2                     | 3       | 0        | 0        | 0 |
| Caenidae        | 0    | 3    | 0    | 3    | 1    | 0              | 0  | 3  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 3       | 0        | 0      | 0                | 2        | 2       | 0           | 2         | 2            | 0         | 0                     | 3       | 1        | 0        | 0 |
| Leptohyphidae   | 1    | 3    | 1    | 1    | 1    | 0              | 1  | 3  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 2         | 2       | 0        | 0      | 0                | 3        | 3       | 1           | 1         | 0            | 0         | 1                     | 3       | 1        | 0        | 0 |
| Leptophlebiidae | 1    | 3    | 1    | 1    | 0    | 0              | 1  | 2  | 1  | 2  | 1  | 0  | 0  | 1           | 3     | 0      | 0         | 3       | 1        | 0      | 0                | 3        | 1       | 1           | 2         | 2            | 0         | 1                     | 3       | 0        | 0        | 0 |
| Corixidae       | 0    | 0    | 0    | 2    | 1    | 2              | 3  | 0  | 0  | 2  | 0  | 3  | 0  | 1           | 0     | 3      | 1         | 3       | 0        | 0      | 3                | 0        | 0       | 0           | 0         | 2            | 2         | 3                     | 1       | 0        | 0        | 0 |
| Crambidae       | 0    | 2    | 1    | 1    | 1    | 0              | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 2  | 0  | 0           | 3     | 0      | 0         | 0       | 3        | 3      | 0                | 3        | 3       | 0           | 2         | 3            | 0         | 1                     | 3       | 2        | 3        | 0 |
| Coenagrionidae  | 0    | 1    | 0    | 0    | 0    | 0              | 3  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 3  | 1           | 3     | 0      | 0         | 0       | 3        | 1      | 0                | 0        | 3       | 0           | 0         | 3            | 0         | 1                     | 3       | 0        | 0        | 0 |

|                           |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <b>Corduliidae</b>        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 3 | 0 | 1 | 3 | 2 | 0 |
| <b>Gomphidae</b>          | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 3 | 0 | 0 | 2 | 3 | 0 |
| <b>Libellulidae</b>       | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 3 | 0 | 0 | 2 | 3 | 0 |
| <b>Ecnomidae</b>          | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 2 | 3 |
| <b>Glossosomatidae</b>    | 0 | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | 2 | 0 | 3 | 0 | 3 |
| <b>Helicopsychidae</b>    | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 1 | 0 |
| <b>Hydrobiosidae</b>      | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <b>Hydropsychidae</b>     | 0 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 1 | 1 | 3 | 0 | 0 | 1 | 3 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 2 | 0 | 3 |
| <b>Hydroptilidae</b>      | 0 | 1 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 0 | 3 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 3 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 2 |
| <b>Leptoceridae</b>       | 0 | 3 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| <b>Odontoceridae</b>      | 1 | 3 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | 3 | 0 | 1 | 1 | 3 | 3 | 0 | 1 | 3 | 2 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| <b>Philopotamidae</b>     | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 |
| <b>Xiphocentronidae</b>   | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <b>Gammaridae</b>         | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 2 | 2 | 0 | 3 | 1 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 |
| <b>Atyidae</b>            | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 3 | 2 | 2 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| <b>Palaemonidae</b>       | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 3 | 2 | 2 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 |
| <b>Pseudothelphusidae</b> | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 1 | 0 |
| <b>Dugesidae</b>          | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 |
| <b>Sphaeriidae</b>        | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 3 | 0 | 0 |

## Annexe 5.

Values of physical and chemical variables (Mean  $\pm$  SD; n=12) obtained in each station during the first sampling campaign. (NA: Non available; n=11, 5, 9, and 10 for values annotated a, b, c, and d, respectively).

| River | Station | Temperature<br>(°C) | pH                         | Conductivity<br>( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ ) | Dissolved<br>Oxygen<br>( $\text{mg.L}^{-1}$ ) | Oxygen<br>saturation (%) | Substrate<br>Phi | Velocity<br>( $\text{m.s}^{-1}$ ) | Depth<br>(m)                |
|-------|---------|---------------------|----------------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------|------------------|-----------------------------------|-----------------------------|
| ACU   | S1      | 23.3 $\pm$ 0.3      | 8.5 $\pm$ 0.0 <sup>a</sup> | 240.0 $\pm$ 1.1 <sup>b</sup>              | 8.3 $\pm$ 0.0 <sup>a</sup>                    | 97 $\pm$ 4 <sup>a</sup>  | -5.6 $\pm$ 2.6   | 0.57 $\pm$ 0.29                   | 0.42 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup> |
|       | S2      | 24.9 $\pm$ 0.9      | 8.3 $\pm$ 0.6              | 229.0 $\pm$ 1.1                           | 8.5 $\pm$ 0.1                                 | 102 $\pm$ 2              | -5.7 $\pm$ 2.4   | 0.52 $\pm$ 0.33                   | 0.22 $\pm$ 0.1              |
|       | S3      | 29.2 $\pm$ 0.5      | 8.7 $\pm$ 0.1              | 187.0 $\pm$ 2.3                           | 8.6 $\pm$ 0.2                                 | 112 $\pm$ 34             | -6.0 $\pm$ 0.0   | 0.30 $\pm$ 0.26                   | 0.16 $\pm$ 0.06             |
|       | S4      | 31.8 $\pm$ 0.4      | NA                         | 307.0 $\pm$ 1.3 <sup>c</sup>              | 9.2 $\pm$ 0.5                                 | 125 $\pm$ 8              | -6.8 $\pm$ 1.0   | 0.46 $\pm$ 0.26                   | 0.19 $\pm$ 0.05             |
| PAP   | S1      | 20.8 $\pm$ 0.3      | 8.6 $\pm$ 0.0              | 229.0 $\pm$ 1.6                           | 8.1 $\pm$ 0.2                                 | 97 $\pm$ 0               | -4.5 $\pm$ 3.9   | 0.68 $\pm$ 0.34                   | 0.11 $\pm$ 0.04             |
|       | S2      | 25.2 $\pm$ 0.3      | 8.5 $\pm$ 0.1              | 249.0 $\pm$ 1.7 <sup>d</sup>              | 7.9 $\pm$ 0.1                                 | 98 $\pm$ 1               | -5.3 $\pm$ 1.6   | 0.43 $\pm$ 0.32                   | 0.14 $\pm$ 0.05             |
|       | S3      | 25.3 $\pm$ 0.3      | 8.3 $\pm$ 0.1              | NA                                        | 7.8 $\pm$ 0.2                                 | 95 $\pm$ 2               | -4.3 $\pm$ 3.4   | 0.38 $\pm$ 0.30                   | 0.15 $\pm$ 0.07             |
|       | S4      | 26.3 $\pm$ 0.7      | 8.5 $\pm$ 0.1              | NA                                        | 8.2 $\pm$ 0.2                                 | 102 $\pm$ 3              | -4.3 $\pm$ 2.7   | 0.40 $\pm$ 0.28                   | 0.18 $\pm$ 0.08             |
| ROS   | S1      | 23.1 $\pm$ 0.5      | NA                         | 228.0 $\pm$ 1.7                           | 8.3 $\pm$ 0.2                                 | 110 $\pm$ 12             | -6.2 $\pm$ 1.6   | 0.12 $\pm$ 0.10                   | 0.32 $\pm$ 0.2              |
|       | S3      | 25.8 $\pm$ 0.5      | NA                         | NA                                        | 9.3 $\pm$ 0.5                                 | 114 $\pm$ 6              | -2.6 $\pm$ 4.3   | 0.18 $\pm$ 0.25                   | 0.36 $\pm$ 0.2              |
|       | S4      | 27.3 $\pm$ 0.3      | NA                         | NA                                        | 8.6 $\pm$ 0.9                                 | 108 $\pm$ 11             | -6.2 $\pm$ 1.6   | 0.08 $\pm$ 0.05                   | 0.52 $\pm$ 0.1              |
| VOL   | S3      | 24.5 $\pm$ 1.4      | NA                         | 248 $\pm$ 9.5                             | 8.6 $\pm$ 0.3                                 | 103 $\pm$ 4              | -6.2 $\pm$ 2.3   | 0.36 $\pm$ 0.31                   | 0.31 $\pm$ 0.1              |
|       | S4      | 28.5 $\pm$ 0.6      | NA                         | NA                                        | 8.1 $\pm$ 0.3                                 | 104 $\pm$ 3              | -5.3 $\pm$ 3.7   | 0.57 $\pm$ 0.41                   | 0.26 $\pm$ 0.1              |

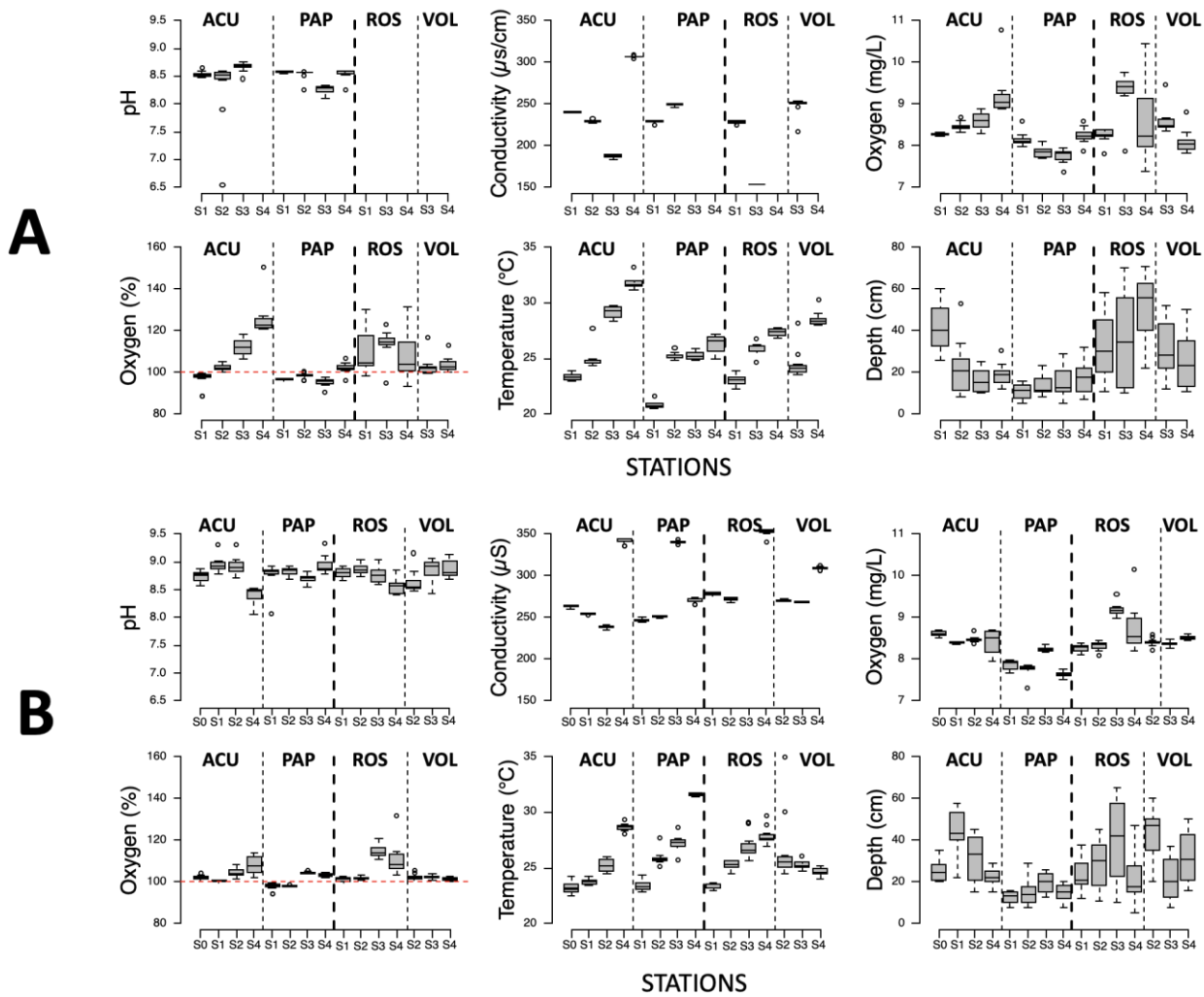
# Annexe 5bis.

**Values of physical and chemical variables (Mean  $\pm$  SD; n=12) obtained in each station during the second sampling campaign. (n=11 for values annotated a).**

| River | Station         | Temperature<br>(°C) | pH             | Conductivity<br>( $\mu$ S.cm-1) | Dissolved<br>Oxygen (mg/L) | Oxygen<br>saturation %) | Substrate<br>Phi | Velocity<br>(m.s-1) | Depth<br>(m)    |
|-------|-----------------|---------------------|----------------|---------------------------------|----------------------------|-------------------------|------------------|---------------------|-----------------|
| ACU   | S0              | 23.2 $\pm$ 0.6      | 8.7 $\pm$ 0.1  | 264 $\pm$ 2                     | 8.6 $\pm$ 0.1              | 102 $\pm$ 1             | -6.5 $\pm$ 0.9   | 0.55 $\pm$ 0.38     | 0.25 $\pm$ 0.05 |
|       | S1              | 23.8 $\pm$ 0.2      | 9.0 $\pm$ 0.3  | 255 $\pm$ 1                     | 8.4 $\pm$ 0.0              | 101 $\pm$ 0             | -5.7 $\pm$ 1.1   | 0.25 $\pm$ 0.13     | 0.44 $\pm$ 0.10 |
|       | S3              | 25.2 $\pm$ 0.6      | 8.9 $\pm$ 0.2  | 239 $\pm$ 2                     | 8.5 $\pm$ 0.1              | 104 $\pm$ 2             | -6.6 $\pm$ 2.7   | 0.49 $\pm$ 0.29     | 0.31 $\pm$ 0.11 |
|       | S4              | 28.7 $\pm$ 0.3      | 8.4 $\pm$ 0.1  | 342 $\pm$ 3                     | 8.4 $\pm$ 0.3              | 108 $\pm$ 4             | -6.8 $\pm$ 1.0   | 0.38 $\pm$ 0.20     | 0.22 $\pm$ 0.04 |
| PAP   | S1              | 23.4 $\pm$ 0.5      | 8.8 $\pm$ 0.2  | 247 $\pm$ 1                     | 7.7 $\pm$ 0.6              | 98 $\pm$ 12             | -6.9 $\pm$ 2.0   | 0.84 $\pm$ 0.16     | 0.13 $\pm$ 0.03 |
|       | S2              | 25.9 $\pm$ 0.6      | 8.8 $\pm$ 0.1  | 251 $\pm$ 1                     | 7.8 $\pm$ 0.1              | 98 $\pm$ 0              | -5.3 $\pm$ 2.7   | 0.26 $\pm$ 0.23     | 0.15 $\pm$ 0.07 |
|       | S3              | 27.3 $\pm$ 0.7      | 8.7 $\pm$ 0.1  | 342 $\pm$ 1                     | 8.2 $\pm$ 0.1              | 105 $\pm$ 0             | -6.6 $\pm$ 1.1   | 0.62 $\pm$ 0.32     | 0.19 $\pm$ 0.05 |
|       | S4              | 31.6 $\pm$ 0.1      | 8.9 $\pm$ 0.2  | 271 $\pm$ 3                     | 7.6 $\pm$ 0.1              | 103 $\pm$ 1             | -2.0 $\pm$ 0.0   | 0.13 $\pm$ 0.05     | 0.15 $\pm$ 0.04 |
| ROS   | S1              | 23.4 $\pm$ 0.3      | 8.8 $\pm$ 0.1  | 279 $\pm$ 1                     | 8.3 $\pm$ 0.1              | 101 $\pm$ 1             | -6.7 $\pm$ 2.1   | 0.35 $\pm$ 0.32     | 0.24 $\pm$ 0.08 |
|       | S2              | 25.3 $\pm$ 0.4      | 8.9 $\pm$ 0.1  | 272 $\pm$ 2                     | 8.3 $\pm$ 0.1              | 102 $\pm$ 1             | -4.2 $\pm$ 2.3   | 0.39 $\pm$ 0.32     | 0.29 $\pm$ 0.12 |
|       | S3 <sup>a</sup> | 27.0 $\pm$ 1.1      | 8.8 $\pm$ 0.1a | 378 $\pm$ 3a                    | 9.2 $\pm$ 0.2a             | 115 $\pm$ 3             | -5.0 $\pm$ 3.6   | 0.23 $\pm$ 0.21     | 0.40 $\pm$ 0.19 |
|       | S4 <sup>a</sup> | 27.9 $\pm$ 0.8      | 8.6 $\pm$ 0.1a | 353 $\pm$ 4a                    | 8.7 $\pm$ 0.6a             | 111 $\pm$ 8             | -4.7 $\pm$ 2.2   | 0.13 $\pm$ 0.10     | 0.22 $\pm$ 0.10 |
| VOL   | S2 <sup>a</sup> | 26.7 $\pm$ 3.1      | 8.6 $\pm$ 0.2a | 270 $\pm$ 1a                    | 8.4 $\pm$ 0.1a             | 103 $\pm$ 1             | -7.5 $\pm$ 1.4   | 0.57 $\pm$ 0.34     | 0.42 $\pm$ 0.11 |
|       | S3              | 25.3 $\pm$ 0.3      | 9.0 $\pm$ 0.4  | 269 $\pm$ 0                     | 8.4 $\pm$ 0.1              | 102 $\pm$ 1             | -6.7 $\pm$ 1.0   | 0.53 $\pm$ 0.36     | 0.22 $\pm$ 0.10 |
|       | S4              | 24.6 $\pm$ 0.4      | 8.9 $\pm$ 0.2  | 309 $\pm$ 1                     | 8.5 $\pm$ 0.1              | 101 $\pm$ 1             | -6.0 $\pm$ 0.0   | 0.47 $\pm$ 0.30     | 0.32 $\pm$ 0.12 |

Annexe 5ter.

Raw physical and chemical data summarized by boxplots For (A) the first sampling campaign and (B) the second sampling campaign.



## Annexe 6.

### List of taxa (Class, Order, Family and Family acronyms) and their abundance collected in the four RBH rivers.

| Class      | Order          | Famille         | Family acronyms | Total abundance |    |
|------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----|
| Bivalvia   | Veneroida      | Sphaeriidae     | Spha            | 13              |    |
| Clitellata | Hirudinidae    | Hirudinidae     | Hiru            | 7               |    |
|            |                | Glossiphoniidae | Glos            | 7               |    |
|            |                | Lymnaeidae      | Lymn            | 19              |    |
|            | Basommatophora | Physidae        | Phys            | 74              |    |
| Gastropoda |                | Planorbidae     | Plan            | 116             |    |
|            |                | Cochliopidae    | Coch            | 88              |    |
|            |                | Hydrobiidae     | Hbii            | 3               |    |
|            | Thiaridae      | Thia            | 7948            |                 |    |
|            |                | Neritopsina     | Neritidae       | Neri            | 77 |
|            |                | Dytiscidae      | Dyti            | 36              |    |
|            |                | Elmidae         | Elmi            | 349             |    |
|            |                | Coleoptera      | Gyrinidae       | Gyri            | 1  |
|            |                | Hydrophilidae   | Hphi            | 53              |    |
|            |                | Psephenidae     | Psep            | 58              |    |
| Insecta    |                | Ceratopogonidae | Cera            | 37              |    |
|            |                | Chironomidae    | Chir            | 7260            |    |
|            |                | Culicidae       | Culi            | 2               |    |
|            | Diptera        | Dixidae         | Dixi            | 6               |    |
|            |                | Dolichopodidae  | Doli            | 8               |    |
|            |                | Empididae       | Empi            | 134             |    |
|            |                | Limoniidae      | Limo            | 24              |    |

|              |               |                  |      |       |
|--------------|---------------|------------------|------|-------|
| Malacostraca | Ephemeroptera | Psychodidae      | Psyc | 6     |
|              |               | Simuliidae       | Simu | 98    |
|              |               | Stratiomyidae    | Stra | 1     |
|              |               | Tipulidae        | Tipu | 30    |
|              |               | Baetidae         | Baet | 5027  |
|              |               | Caenidae         | Caen | 1937  |
|              |               | Leptohyphidae    | Lhyp | 12331 |
|              |               | Leptophlebiidae  | Lphl | 636   |
|              |               | Corixidae        | Cori | 8     |
|              | Lepidoptera   | Crambidae        | Cram | 246   |
|              |               | Coenagrionidae   | Coen | 141   |
|              |               | Corduliidae      | Cord | 2     |
|              | Odonata       | Gomphidae        | Gomp | 87    |
|              |               | Libellulidae     | Libe | 486   |
|              |               | Ecnomidae        | Ecno | 2     |
|              |               | Glossosomatidae  | Glso | 8363  |
|              | Trichoptera   | Helicopsychidae  | Heli | 7027  |
|              |               | Hydrobiosidae    | Hbio | 24    |
|              |               | Hydropsychidae   | Hpsy | 1305  |
|              |               | Hydroptilidae    | Hpti | 1947  |
|              |               | Leptoceridae     | Lcer | 73    |
|              |               | Odontoceridae    | Odon | 123   |
|              |               | Philopotamidae   | Phil | 11    |
|              |               | Xiphocentronidae | Xiph | 23    |
|              | Amphipoda     | Gammaridae       | Gamm | 3     |
|              |               | Atyidae          | Atyi | 16    |
|              | Decapoda      | Palaemonidae     | Pala | 7     |



|               |            |                    |      |    |
|---------------|------------|--------------------|------|----|
| Trepaxonemata | Tricladida | Pseudothelphusidae | Pseu | 1  |
|               |            | Dugesiiidae        | Duge | 84 |